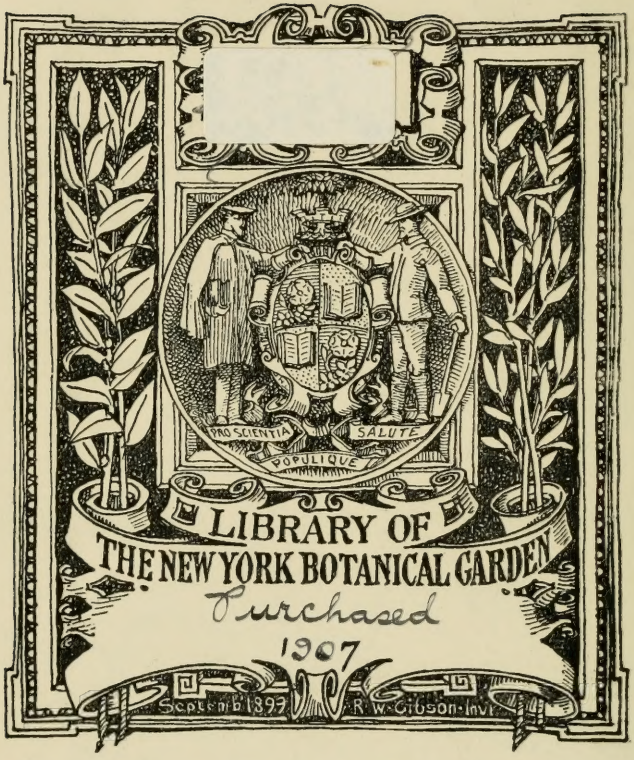
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1907
Septemb 1897
R. W. Gibson. Invt.

DER LICHTGENUSS DER PFLANZEN

PHOTOMETRISCHE UND PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN MIT BESONDERER RÜCKSICHTNAHME AUF LEBENSWEISE, GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG UND KULTUR DER PFLANZEN

VON

PROF. J. WIESNER

DIREKTOR DES PFLANZENPHYSIOLOGISCHEN INSTITUTES
DER K. K. WIENER UNIVERSITÄT

MIT 25 TEXTFIGUREN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1907

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Die Rohstoffe des Pflanzenreiches

Versuch einer technischen Rohstofflehre des Pflanzenreiches

Unter Mitwirkung von

Prof. Dr. Max Bamberger in Wien; Dr. Wilh. Figdor in Wien; Prof. Dr. F. R. v. Höhnel in Wien; Prof. Dr. T. F. Hanausek in Wien; Prof. Dr. F. Krasser in Wien; Prof. Dr. Lafar in Wien; Dr. Karl Linsbauer in Wien; Prof. Dr. K. Mikosch in Brünn; Prof. Dr. H. Molisch in Prag; Prof. Dr. A. E. v. Vogl in Wien; Prof. Dr. K. Wilhelm in Wien und Prof. Dr. S. Zeisel in Wien

von

Dr. Julius Wiesner

o. ö. Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen an der Wiener Universität.

Zweite, gänzlich umgearbeitete und erweiterte Auflage.

Erster Band:	**Zweiter Band:**
gr. 8. Mit 153 Textfiguren.	gr. 8. Mit 297 Textfiguren.
M 25.—; in Halbfranz geb. *M* 28.—.	*M* 35.—; in Halbfranz geb. *M* 38.—.

Illustriertes

Handwörterbuch der Botanik

Mit Unterstützung der Herren

Prof. Dr. **v. Hoehnel,** Wien, Dr. **K. Ritter v. Keissler,** Wien, Prof. Dr. **V. Schiffner,** Wien, Dr. **R. Wagner,** Wien, Kustos Dr. **A. Zahlbruckner,** Wien

und unter Mitwirkung von

Dr. O. Porsch, Wien

herausgegeben von

Camillo Karl Schneider

Mit 341 Abbildungen im Text

gr. 8. Geheftet M. 16.—; in Halbfranz geb. M. 19.—

»Je mehr sich der Strom der botanischen Forschung verbreitert hat, um so mehr ist auch die Zahl der wissenschaftlichen Bezeichnungen angewachsen, und um so dringender ist das Bedürfnis geworden, die Kunstausdrücke der verschiedenen Disziplinen der Pflanzenkunde, alphabetisch geordnet, in einem Nachschlagewerk beieinander zu haben. Diesem Bedürfnisse will das vorliegende Werk abhelfen, und es kann gleich gesagt werden, daß dieser Versuch gelungen ist. . . Der Sorgfalt, mit der der Stoff zusammengetragen ist, muß jedenfalls volle Anerkennung gezollt werden. Unter der Fülle von Kunstausdrücken, die auf den 690 Seiten des Bandes aufgeführt und erläutert sind, wird selbst der kenntnisreichste und vielseitigste Botaniker viele finden, die ihm zuvor nicht zu Gesicht gekommen oder seinem Gedächtnis völlig entschwunden waren . . .«

»Das Buch wird sich vermutlich noch zu einem standard work auswachsen; aber auch so, wie es jetzt vorliegt, ist es eine sehr wertvolle Hilfe für alle, die sich mit Botanik beschäftigen.«

(Naturwissenschaftl. Rundschau, 1906 Nr. 5.)

DER LICHTGENUSS DER PFLANZEN

PHOTOMETRISCHE UND PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN MIT BESONDERER RÜCKSICHTNAHME AUF LEBENSWEISE, GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG UND KULTUR DER PFLANZEN

VON

PROF. J. WIESNER

DIREKTOR DES PFLANZENPHYSIOLOGISCHEN INSTITUTES
DER K. K. WIENER UNIVERSITÄT

MIT 25 TEXTFIGUREN

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1907

QK757
.W49

Vorwort.

Während meiner nunmehr beiläufig halbhundertjährigen Tätigkeit als Pflanzenphysiologe haben mich die mit dem Pflanzenleben verknüpften Lichtprobleme besonders angezogen.

Dieser Neigung entsprangen meine Untersuchungen über Heliotropismus, über fixe Lichtlage und über den verschiedenen photometrischen Charakter der Blätter, über die Bedingungen der Chlorophyllbildung, über die Beeinflussung der Transpiration, insbesondere grüner Pflanzen, durch das Licht und manches andere. Es waren dies Arbeiten, welche das Verhältnis bestimmter physiologischer Phänomene zum Licht aufzuklären unternommen wurden.

In den letzten fünfzehn Jahren hat mich nun ein anders geartetes Lichtproblem eifrigst beschäftigt: die Beziehung der Pflanze als Ganzes zum Licht. Es entstanden meine Lichtgenußstudien, welche nicht nur den Zweck verfolgten, das Lichtbedürfnis der Pflanzen zahlenmäßig festzustellen, sondern auch die geographische Verbreitung und die Lebensweise der Gewächse in ihrer Abhängigkeit vom Lichte dem Verständnis um einige Schritte näher zu bringen.

Besonders stark hat mich die Beziehung des Lichtklimas zur Verbreitung der Vegetation gefesselt und die großen innerhalb der letzten fünfzehn Jahre unternommenen Reisen, welche mich durch vier Weltteile führten, über den Äquator hinaus, bis an die arktischen Vegetationsgrenzen und in große Seehöhen, waren in erster Linie dieser Sache gewidmet.

Daß meine photometrischen Untersuchungen manchem biologischen Problem zugute kommen, wird man wohl einigen Abschnitten dieses Buches entnehmen können und je weiter die betreffenden Fragen von meinen Lichtgenußstudien abzuliegen scheinen, desto mehr wird man hoffen dürfen, daß methodisch durchgeführte Lichtmessungen auch fernerhin in der Biologie sich nützlich erweisen werden.

Was sich bei meinen Detailuntersuchungen über Lichtgenuß ergab und was ich bei den hierzu erforderlichen lichtklimatischen Vorarbeiten an Resultaten gewonnen, habe ich in zahlreichen Spezialabhandlungen niedergelegt. In vorliegendem Buche versuchte ich die gereiften Früchte dieser wissenschaftlichen Unternehmungen in eine

NOV 27 1907

leicht verständliche Übersicht zu bringen. Wenn ich mich hierbei begreiflicherweise auf meine Spezialarbeiten stützte und manches sogar wortgetreu in dieses Werk hinübernahm, so ist letzteres ebensowenig ein bloßer Auszug aus den früheren Abhandlungen, als diese mit ihren zahlreichen Details durch das vorliegende Werk überflüssig geworden sind. Auf diese Details vielfach nur verweisend, bringe ich hier die Resultate mancher ganz neuer Untersuchungen, wie die über den innerhalb der Lichtgenußgrenzen sich einstellenden spezifischen Charakter des Laubgrüns der Arten und es wird hier auch der erste Versuch gemacht, eine physiologische Analyse des Lichtgenusses durchzuführen.

Aber auch der Leitstern meiner Lebensarbeit: über der theoretischen Forschung nicht zu vergessen, daß die Wissenschaft durch praktische Anwendung auch dem Leben zu dienen habe, wurde bei meinen Lichtgenußstudien nicht aus dem Auge verloren. Der letzte Abschnitt wird hierfür Zeugnis ablegen. Enthält dieses Schlußkapitel zumeist von anderer Seite herrührende Arbeiten, so sind dieselben doch durch meine Untersuchungen über den Lichtgenuß angeregt worden. Daß unter denjenigen, welche den von mir gewiesenen neuen Wegen folgten, sich Persönlichkeiten von großem Rufe auf wissenschaftlich-praktischem Gebiete befinden, erfüllt mich mit freudiger Genugtuung.

Auf die Literatur wird im Texte nur mit kurzen Schlagworten verwiesen. Die genauen Quellenangaben sind am Schlusse des Werkes zusammengestellt.

Im Register der Pflanzennamen sind diesen die Autoren beigefügt; im Texte habe ich der Einfachheit halber die Autorennamen weggelassen.

Bei der Durchführung dieses Werkes wurde ich von meinen Mitarbeitern am pflanzenphysiologischen Institute reichlich unterstützt, namentlich bei den in großer Zahl erforderlichen Lichtmessungen. Insbesondere danke ich Herrn Privatdozenten Dr. Karl Linsbauer, Adjunkt am genannten Institute, für die Mitwirkungen bei zahlreichen Versuchen und für die Beihilfe bei der Druckrevision. Herr Dr. A. Jenčič hat sich nicht nur an den Lichtmessungen beteiligt, ihm danke ich auch die Originalaufnahmen der photographisch reproduzierten Textfiguren. Auch Herr Privatdozent Dr. V. Grafe, Herr L. R. v. Portheim und Herr Dr. R. Karzel, Demonstrator am pflanzenphysiologischen Institut, unterstützten mich bei den Lichtmessungen und anderen Versuchen. All den genannten Herren sage ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank.

Friesach in Kärnten, Ende August 1907.

J. Wiesner.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 1

Erster Abschnitt. Die photometrischen Methoden zur Bestimmung des Lichtgenusses der Pflanzen 10

Bunsen und Roscoesches Chlorgasphotometer S. 11. — Bunsen und Roscoesches photographisches Verfahren zur Bestimmung der chemischen Lichtstärke S. 13. — Wiesners Verfahren zur Bestimmung der chemischen Lichtstärke S. 14. — Bestimmung des relativen Lichtgenusses ohne Zuhilfenahme des Normaltones S. 16. — Bestimmung des relativen und absoluten Lichtgenusses mit Zuhilfenahme höherer Töne S. 17. — Bestimmung der chemischen Intensität des diffusen Tages- und des direkten Sonnenlichtes S. 18. — Bestimmung der Lichtsummen S. 21. — Genauigkeit der Methoden S. 21. — Lichtgenuß, in Kalorien ausgedrückt S. 31. — L. Linsbauers Messungen der Lichtstärke in Seen S. 32.

Zweiter Abschnitt. Das Tageslicht 34

1. Direktes Sonnenlicht. Zerstreutes Licht. Gemischtes Sonnenlicht S. 35. — 2. Himmelsblau S. 37. — 3. Abhängigkeit der Lichtstärke von der Richtung der Lichtstrahlen S. 37. — 4. Verwendung geschwärzter Hohlzylinder zur Prüfung photographischer Papiere und zur indirekten Bestimmung der Stärke des gesamten Tageslichtes S. 45. — 5. Ober-, Vorder-, Unter- und Hinterlicht S. 47. — 6. Höchste bisher beobachtete Lichtintensitäten S. 50. — 7. Mittagsintensitäten und Maxima S. 51. — 8. Schwankungen der Lichtstärke in verschiedenen Zonen der Erde S. 54. — 9. Verhältnis der Stärke des diffusen zu der des direkten Sonnenlichtes bei verschiedenem Sonnenstande S. 56. — 10. Verhältnis der Stärke des diffusen Tageslichtes zu der des direkten Sonnenlichtes bei verschiedener geographischer Breite und bei verschiedener Seehöhe S. 57. — 11. Das Verhältnis des direkten Sonnenlichtes zum diffusen Tageslicht bei beschränktem Himmel S. 58. — 12. Einfluß der Bewölkung auf die Lichtstärke S. 59. — 13. Lichtsummen und Gang der Lichtstärke im Laufe des Tages, des Jahres und der Vegetationsperiode S. 62. — 14. Lichtabsorption in der Atmosphäre S. 65.

Dritter Abschnitt. Die Beleuchtung der Pflanze 67

1. Dauer der Beleuchtung S. 67. — 2. Stärke der Beleuchtung S. 68. — 3. Wechsel der Beleuchtungsstärke und Lichtökonomie der Pflanze S. 70. — 4. Beleuchtungsrichtung S. 74. — 5. Beleuchtung der Pflanze durch diffuses Tages- und gemischtes Sonnenlicht S. 79. — 6. Lichtqualität in der Baumkrone und im Baumschatten S. 87. — 7. Beleuchtung der ganzen Pflanze. Lichtraumnutzung S. 89. — 8. Beschattung und Verschleierung der Pflanzen S. 99. — 9. Phototrophie S. 101. — 10. Aufstreben von im Hinterlichte

Seite

stehenden Ästen S. 104. — 11. Abhängigkeit der Baumform vom Lichte. Pyramidenbäume. S. 107. — 12. Über sog. schattenertragende Holzgewächse und über dunkelertragende Pflanzen S. 111.

Vierter Abschnitt. Spezielle Beobachtungen und Untersuchungen über den Lichtgenuß 113

1. Lichtgenuß krautiger und staudenförmiger Wüsten- und Steppenpflanzen S. 113. — 2. Lichtgenuß der die Tundra bewohnenden Gewächse S. 114. — 3. Lichtgenuß der Flechten S. 119. — 4. Lichtgenuß der Gräser S. 124. — 5. Lichtgenuß einiger krautiger und staudenartiger Gewächse S. 128. — 6. Lichtgenuß einiger Epiphyten S. 135. — 7. Lichtgenuß einer Liane und eines von derselben bewohnten Stützbaumes S. 138. — 8. Lichtgenuß der Holzgewächse S. 140. — Anhang. Lichtstärke des Waldschattens. Lichtgenuß des Unterholzes und einiger krautiger und halbstrauchartiger in den Waldschatten eintretender Gewächse S. 163.

Fünfter Abschnitt. Konstantbleiben beziehungsweise Wechsel des Lichtgenusses in den Entwicklungsperioden der Pflanzen und Optima des Lichtgenusses 168

Sechster Abschnitt. Die Abhängigkeit des Lichtgenusses der Pflanze von der geographischen Breite und der Seehöhe ihres Standortes 183

Lichtgenuß und geographische Breite S. 184. — Lichtgenuß und Seehöhe S. 189.

Siebenter Abschnitt. Laubfall und Lichtgenuß 205

Achter Abschnitt. Über den Zusammenhang der Mykorhizenbildung mit dem Lichtgenuß der Pflanzen 214

Neunter Abschnitt. Das spezifische Grün des Laubes der Holzgewächse innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses 220

Farbe und Chlorophyllgehalt der Blätter S. 225. — Konstanz und Variation der Laubfarbe S. 227. — Versuche mit *Lepidium sativum* S. 235. — Versuche mit *Acer platanoides* S. 239. — Die physiologische Bedeutung des spezifischen Grüns des Laubes (Stahls Untersuchungen) S. 241. — Nachtrag (Jönssons Untersuchungen) S. 249.

Zehnter Abschnitt. Versuch einer physiologischen Analyse des Lichtgenusses 251

Ergrünen und Gestaltbildung innerhalb und außerhalb der Grenzen des Lichtgenusses S. 251. — Etiolement und Ombrophobie S. 260. — Kohlensäureassimilation und Lichtgenuß S. 265. — Lichtverwertung im Innern der Pflanzenorgane S. 269. — Zusammenfassung S. 273.

Elfter Abschnitt. Die Lichtmessung im Dienste der Pflanzenkultur 275

1. Th. Hartigs Anregung zu Lichtmessungen im Forstbetriebe S. 276. — 2. Cieslars photometrische, im forstwirtschaftlichen Interesse ausgeführte Untersuchungen S. 279. — 3. Über Baumkultur in Gärten, Anlagen, Straßenzügen usw. mit Rücksicht auf die Beleuchtungsverhältnisse S. 282. — 4. Th. v. Weinzierls Untersuchungen über die Bedeutung der chemischen

Seite

Lichtintensität auf die Pflanzenkultur im alpinen Klima S. 291. — 5. Einfluß des Lichtes und der Beschattung auf Wachstum und Ertrag der Pflanzen auf Wiesen, Matten und Weiden S. 292. — 6. Der wechselseitige Einfluß des Lichtes und der Kupferkalkbrühe auf den Stoffwechsel der Kulturpflanzen S. 299. — 7. Über den Lichtgenuß der Weinrebe S. 301. — 8. Über den Einfluß des Sonnen- und des diffusen Tageslichtes auf die Entwicklung der Zuckerrübe S. 303. — 9. Einige Bemerkungen über Lichtmessungen in Gärten, in geschlossenen Räumen (Wohnräumen usw.), in welchen Pflanzen kultiviert werden, und in Gewächshäusern S. 305.

Zusammenstellung der in diesem Werke zitierten Literatur 313

A. Zum theoretischen Teile (Abschnitt I—X) 313

B. Zum praktischen Teile (Abschnitt XI) 316

Sachregister 317

Register der Pflanzennamen 318

Berichtigungen.

S. 60. Zeile 10 von unten lies: Betrachtung statt Beobachtung.
„ 96. Anmerkung 1 lies: *planifrons* statt *planiformis*.
„ 102. Zeile 18 von oben lies: in späteren Jahren statt im späteren Jahre.
„ 107. Zeile 15 von unten lies: zweifelhaft statt zweifellos.
„ 173. Zeile 6 von oben lies: keine statt eine.
„ 182. Zeile 11 von unten lies: *acre* statt *arce*.
„ 217. Zeile 2 von unten lies: Versuche mit . . . kultivierten Pflanzen statt Versuche . . . kult. Pflanzen.
„ 220. Zeile 9 von unten lies: dem statt das.

Einleitung.

Die Abhängigkeit der Pflanzenwelt vom Tageslichte ist so augenfällig und tritt uns in vielen Alltagserscheinungen so anschaulich entgegen, daß es wohl keine Übertreibung ist, wenn man die erste, wenn auch rohe Kenntnis dieses Verhältnisses in eine Zeit verlegt, in der es noch keine Wissenschaft gegeben hat.

Die erste tiefere Einsicht in die Beziehung des Lichtes zur Vegetation wurde erst sehr spät gewonnen; sie ist dem Genie des Ingen-Housz zu danken, welcher am Ende des 18. Jahrhunderts bewies, daß die grüne Pflanze im Lichte Kohlensäure aus der atmosphärischen Luft aufnimmt und unter Bildung organischer Substanz Sauerstoff ausscheidet. Da der Sauerstoff für die Existenz der Tiere nötig ist, dieses Gas aber, durch Atmung und Verbrennung verbraucht, nur im Lichte durch die grüne Pflanze regeneriert wird, so ergab sich, daß das Licht auch für das Tierleben erforderlich ist. All dies entschleierte sich vor dem Auge des Ingen-Housz. Und so war er der erste, der den Zusammenhang von Licht und Leben, oder doch wenigstens den Grundzug dieses Zusammenhanges klar erkannte[1]).

Von dieser Zeit an mehrten sich die Kenntnisse über die Beziehung des Lichtes zu den Lebenserscheinungen der Pflanze. Nach und nach gewann man Einsichten in die vom Lichte beherrschten Prozesse des Lebens, sowohl in die photochemischen (Entstehung des Chlorophylls im Lichte, Kohlensäureassimilation in den grünen Organen usw.) als in die photomechanischen Prozesse (Heliotropismus, Phototaxis, fixe Lichtlage der Blätter, Regelung des Wachstums der Pflanzenorgane durch das Licht usw.). Man lernte die Beziehungen der Lichtfarbe, der Lichtintensität und in bestimmten Fällen der Richtung des Lichtes zu einzelnen dieser Prozesse kennen. Auf diesen umfänglichen Gegenstand kann ich hier nicht eingehen,

[1]) Über die historische Feststellung dieser Entdeckungen s. Wiesner: »Ingen-Housz« (1905).

sondern muß mich begnügen, unter Hinweis auf die einschlägige Literatur denselben nur anzudeuten[1]).

Eine wichtige Partie dieses Gegenstandes ist aber lange unberücksichtigt geblieben, nämlich das Verhältnis der Pflanze als Ganzes zur natürlichen Beleuchtung, nämlich zur Intensität des Tageslichtes. Pflanzen, welche dem Lichte gegenüber ein extremes Verhalten zeigen, sind lange allgemein bekannt als Sonnen- und Schattenpflanzen. Z. B. *Cactus*- und *Sempervivum*arten, die nur auf Standorten gedeihen, welche der direkten Sonne völlig ausgesetzt sind, oder *Oxalis Acetosella*, welche sich in den tiefsten Waldesschatten zurückzieht und verschwindet, wenn der Wald gefällt wird. Zwischen diesen Extremen gibt es aber rücksichtlich des Lichtbedürfnisses zahllose Übergänge. Das Lichtbedürfnis solcher Pflanzen wurde nie untersucht und wird nur in rohester Weise charakterisiert, indem man in floristischen oder geographischen Werken den Standort der Pflanzen als sonnig, halbsonnig, schattig, tiefschattig bezeichnet oder angibt, daß die betreffende Pflanze am Waldrande oder im Walde oder unter Gebüsch vorkommt und dergl. mehr.

Diese Charakterisierung des Lichtbedürfnisses der Pflanze schien mir ungenügend, und ich suchte den Weg zu finden, eine zahlenmäßige Feststellung durchzuführen, denn es schien mir schon von vornherein klar, daß die Pflanze in weitgehender Weise der Lichtstärke bez. Lichtmenge des Standortes angepaßt ist.

Von diesem Gegenstand angezogen, oder genau gesagt, bei meinen Studien über die Anisomorphie der Pflanzen (1892) auf denselben geleitet, habe ich vor etwa fünfzehn Jahren meine diesbezüglichen Untersuchungen begonnen und bis heute fortgesetzt. Zuerst studierte ich den »Lichtgenuß« der Pflanze in der Umgebung von Wien und an einigen anderen Orten mittlerer geographischer Breite. Ich begab mich dann, um die Verhältnisse stärkster Beleuchtung kennen zu lernen, auf einige Zeit nach Indien und Java, hielt mich dieser Studien halber einige Zeit in Ägypten auf und unternahm, um auch den »Lichtgenuß« an den arktischen Grenzen der Vegetation zu studieren, eine Reise nach dem nördlichen Norwegen und nach Spitzbergen. So lernte ich den Einfluß der geographischen Breite auf den »Lichtgenuß« der Pflanze kennen. Um den Einfluß der Seehöhe zum »Lichtgenuß« zu studieren, wählte ich ein Profil, welches nahezu ohne Änderung der Breite in eine Seehöhe bis zu 3000 m emporsteigt, aber

[1]) Eine erschöpfende Darstellung auf Grund der gesamten Literatur ist in Pfeffers Pflanzenphysiologie (1897—1904) zu finden. Eine Übersicht der wichtigsten einschlägigen Kenntnisse enthält Wiesners Anatomie und Physiologie der Pflanzen (1906.

teilweise doch noch mit Wäldern bedeckt ist, nämlich das Gebiet des Yellowstone River in Nordamerika. Das im Laufe der Jahre auf den verschiedensten Punkten der Erde gesammelte reiche Beobachtungsmaterial hat mich in den Stand gesetzt, die Frage des »Lichtgenusses« der Pflanze sowohl nach biologischer als geographischer Richtung hin zu verfolgen. Aber auch auf den »Lichtgenuß« der im Freien, in Gewächshäusern und Wohnräumen kultivierten Gewächse habe ich mein Augenmerk gelenkt und so ist es mir gelungen, auch einer rationellen Pflanzenkultur zu dienen, oder doch wenigstens Impulse nach dieser Richtung zu geben.

Es handelte sich also bei meinen Untersuchungen um die Feststellung des »Lichtgenusses« der Pflanze und es muß zunächst meine Aufgabe sein, diesen Begriff zu veranschaulichen, wenigstens soweit, als es in einer Einleitung möglich ist. In die Arten der Beleuchtung eingehend und das Verhalten der Pflanze gegenüber der Beleuchtung prüfend, wird es in dem folgenden Abschnitte ermöglicht werden, diesen Begriff noch genauer zu präzisieren.

Bevor ich aber an die Erörterung dieses Begriffes herantrete, scheint es mir passend, den Grundgedanken, der mich bei meinen Lichtgenußstudien leitete, darzulegen.

Gleich der Temperatur steht auch das Licht in sehr verwickelten Beziehungen zum Leben der Pflanze. Man kann die einzelnen physiologischen Prozesse analysieren und feststellen, in welcher Abhängigkeit alle diese Vorgänge zur Temperatur stehen, indem man für jeden einzelnen das Maximum, das Optimum und das Minimum der Temperatur ermittelt. Über diesen Gegenstand liegen bekanntlich zahlreiche Untersuchungen vor. In ähnlicher Weise hat man ermittelt, bei welcher Lichtstärke bestimmte physiologische Prozesse anheben und bis zu welchem Grade der Lichtintensität dieselben fortschreiten. Über diesen Gegenstand wurden nur verhältnismäßig wenige Beobachtungen angestellt.

Man kann aber sowohl mit Rücksicht auf Temperatur als auf Licht auch einen anderen Standpunkt einnehmen, indem man sich die Frage vorlegt, innerhalb welcher Temperaturen und innerhalb welcher Grenzen der Lichtstärke bewegt sich das Leben der Pflanzen als Ganzes. Über ersteren Gegenstand liegt eine reichliche Literatur vor. Über die Beziehung der Pflanze als Ganzes zur Lichtstärke ist vor der Inangriffnahme meiner Untersuchungen so gut wie nichts bekannt geworden. Ich fand eine empfindliche Lücke in unserm Wissen vor und die Wichtigkeit des Gegenstandes erkennend, begann ich meine Studien über den Lichtgenuß, welche, wie man sehen wird, sich als nicht wenig fruchtbringend erwiesen haben und die, in rationeller Weise

fortgesetzt, uns gewiß noch zu vielen anderen wichtigen Resultaten führen werden. Mein Bestreben ging dahin, unter Zuhilfenahme der mir am passendsten scheinenden photometrischen Methoden die Lichtstärke beziehungsweise die Lichtmenge festzustellen, welche der Pflanze, sei es auf ihrem natürlichen Standorte, sei es in der Kultur, z. B. im Gewächshause, zufließt. Um aber diese der Pflanze zukommende Lichtstärke anschaulich und zahlenmäßig zum Ausdrucke zu bringen, verglich ich dieselbe auf Grund von Messungen mit der Stärke des gesamten Tageslichtes. Das Verhältnis dieser beiden Lichtstärken bezeichne ich als den Lichtgenuß (L) der Pflanze. Bedeutet also i die auf die Pflanze (oder auf eines ihrer Organe) wirkende Lichtstärke, hingegen J die Intensität des gesamten Tageslichtes, so ist

$$L = \frac{i}{J}.$$

Im Grunde genommen bezeichnet dieser Bruch den Anteil des Gesamtlichtes, das der Pflanze zukommt, nicht aber auch jenen, der in ihr zur Wirkung kommt, denn ein oft nicht unbeträchtlicher Teil wird reflektiert, wohl auch ohne physiologische Verwertung absorbiert, ehe er dorthin gelangt, wo er physiologisch zur Geltung kommt. Es ist also dieser Bruch eigentlich ein Ausdruck für den Lichtempfang. Ich habe mich aber für den Ausdruck Lichtgenuß entschieden, der ja auch in der Wissenschaft bereits allgemein Eingang gefunden hat. Ich hätte auch den Ausdruck Lichtbedarf, im Anschluß an den gebräuchlichen Ausdruck »Wärmebedarf« wählen können; aber auch dieser Ausdruck besagt, wie ja auch das Wort Wärmebedarf, zu viel. Denn man spricht vom Wärmebedarf und drückt denselben in Graden der äußeren Temperatur aus, obgleich man annehmen muß, daß beispielsweise das äußere, während der Kohlensäureassimilation gemessene Temperaturminimum einer bestimmten Pflanze nicht jenes Minimum ist, bei welchem im Chlorophyllkorn dieser Pflanze die Kohlensäureassimilation anhebt. Doch es kommt ja auf das Wort nicht an, wenn nur der Begriff, welcher durch dasselbe ausgedrückt wird, genau präzisiert ist.

Es sei mir bezüglich der Bezeichnung des Wertes $\frac{i}{J}$ noch eine kleine Einschaltung gestattet. Von dem Übersetzer der Schimperschen »Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage« wurde der Wunsch ausgesprochen, ich möchte für Lichtgenuß einen international zu gebrauchenden griechischen Ausdruck prägen. Ich meinte nun wohl, es könnte auch ein deutscher Ausdruck international gebraucht werden, wie ja manche modernsprachige Termini (z. B. das

französische Wort Etiolement) in allgemeinen Gebrauch gekommen sind. Allein ich folgte dieser Anregung und schlug das Wort »Photolepsie«[1]) vor. Es wird die Folge lehren, welcher dieser Ausdrücke allgemeineren Eingang findet.

Wenn ich in dem Ausdruck $\frac{i}{J}$ den Wert $i = 1$ setze, so erhalte ich $\frac{1}{J^1}$ d. i. den relativen Lichtgenuß. Er bezeichnet ganz allgemein das Verhältnis der Lichtstärke, welche auf die Pflanze einwirkt zur Lichtstärke des Himmels. Wenn ich hingegen die Lichtstärke in einheitlichem Maße ausdrücke, so erhalte ich den absoluten Lichtgenuß. Welche Methoden in Anwendung zu bringen sind, um den relativen und den absoluten Lichtgenuß zu ermitteln, wird im nächsten Abschnitt geschildert werden.

Es ist selbstverständlich, daß der relative Lichtgenuß einer bestimmten Pflanzenart keine unveränderliche Größe ist. Denn schon ohne Messung erkennt man den Wechsel dieser Größe je nach der Jahreszeit. Ohne weiteres lehrt der unmittelbare Anblick, daß z. B. *Bellis perennis* im Frühling einen viel größeren Anteil des gesamten Tageslichtes für sich in Anspruch nimmt als im Hochsommer. Denn im Frühlinge blüht diese Pflanze nur auf dem Lichte frei exponierten Orten, im Sommer aber an Stellen, welche nur von einem Bruchteil des Himmels beleuchtet werden. Dies hat mich bewogen, den Wechsel des relativen Lichtgenusses der Pflanzen zu bestimmen. In dem nachfolgenden Abschnitte wird gezeigt werden, welchen Gesetzmäßigkeiten der Wechsel des relativen Lichtgenusses unterworfen ist 1) in verschiedenen Perioden des Jahres, 2) in verschiedenen Breiten, 3) in verschiedener Seehöhe und endlich 4) bei manchen Gewächsen in verschiedenen Epochen ihres Lebens. Es wird sich zeigen, daß diese Veränderlichkeit auf ein gleiches Grundgesetz zurückgeführt werden kann, soweit es sich wenigstens um die Beziehung der Temperatur der Medien, in welchen die Pflanzen ihre Organe ausbreiten, zum Lichtgenusse handelt. Andere Relationen ergeben sich dort, wo mit der Standortsänderung eine fortwährende Steigung der Strahlungsintensität verbunden ist.

Wenn nun auch der relative Lichtgenuß ein und derselben Pflanzenform einem Wechsel unterworfen ist, so bleibt die Frage offen, ob dies auch bezüglich des absoluten Lichtgenusses der Fall ist. Indem der relative Lichtgenuß vom Frühling bis zum Sommer sinkt, wie ja schon der Augenschein lehrt, so könnte ja der absolute

[1]) Compt. rend. 30. Mai 1904.

konstant geblieben sein. Denn es wäre ja möglich, daß ein im Hochsommer im Schatten blühendes Exemplar von *Bellis perennis* gerade soviel Licht bekommt, wie ein im Frühlinge bei freier Exposition blühendes. Hier kann also der Augenschein nicht entscheiden, hier muß die Messung eingreifen. Es wird in späteren Abschnitten gezeigt werden, welchen gesetzmäßigen Änderungen der absolute Lichtgenuß einer Pflanze unterworfen ist je nach Jahreszeit, geographischer Breite und Seehöhe des Standortes.

Sehr häufig genügt es, den Anteil des Gesamtlichtes zu bestimmen, welcher der Pflanze zugute kommt. Der Lichtgenuß, sei es der absolute oder der relative, wird ja durch einen Bruchteil dieses Gesamtlichtes ausgedrückt. Aber sowohl mit Rücksicht auf die Lebensweise, als auf die geographische Verbreitung der Pflanzen ist es häufig nötig, zu untersuchen, inwieweit die Pflanze auf das zerstreute Tageslicht und inwieweit sie auf das direkte Sonnenlicht angewiesen ist.

Es ist von mir schon vor langer Zeit auf die große Bedeutung des diffusen oder zerstreuten Tageslichtes für das Pflanzenleben hingewiesen worden[1]), ja ich habe gezeigt, daß dieses im großen ganzen für die Gewächse wichtiger ist als das direkte. Zahllose Schutzmittel hat die Pflanze ausgebildet, um sich gegen allzustarke Wirkung des direkten Sonnenlichtes zu wehren. Niemals am Tage entbehrt sie das diffuse Licht, aber häufig fehlt die Wirkung der direkten Sonne, so daß das diffuse Licht für sie gewissermaßen das gewöhnliche Licht ist, an das sie sich im höhern Maße angepaßt hat als an das direkte Das diffuse Licht geht bei dem Eintritt des direkten Sonnenlichtes in die Atmosphäre aus letzterem durch Zerstreuung hervor. Die Atmosphäre wird durch diesen Prozeß leuchtend, es entsteht das Himmelslicht, welches für die Pflanze nicht minder wichtig und für viele Gewächse noch wichtiger ist als das direkte Sonnenlicht. Mit Bezug auf das Verhältnis der Pflanze zum Lichte möchte man wohl sagen, die Sonne in ihrer Beziehung zur Vegetation ist weniger dazu da, die Pflanzen zu bestrahlen als den Himmel zu beleuchten, dessen milderes und gleichmäßigeres Licht die gewöhnlichsten vom Licht abhängigen Vegetationsprozesse unterhält.

Zur Durchführung gewisser Vegatationsprozesse ist aber auch direktes Sonnenlicht erforderlich und manche Prozesse, welche sich auch im diffusen Lichte vollziehen, werden durch direktes Licht gefördert.

---

[1]) Zuerst in meiner Monographie des Heliotropismus. II. Teil (1880).

Die Beziehung der Pflanze zum diffusen und zum direkten Sonnenlicht wird in späteren Abschnitten näher auseinandergesetzt werden und in dem der Lichtmessung gewidmeten Abschnitt werde ich die Methoden beschreiben, welche gestatten, im Gesamtlichte den Anteil des diffusen Tageslichtes und des direkten Sonnenlichtes festzustellen.

Wie aus dieser Skizze hervorgeht, leistet die pflanzenphysiologische Lichtmessung der Pflanzengeographie nicht unerhebliche Dienste, was in dem grundlegenden Werke, Schimpers »Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage« (1898), bereits hervorgehoben wurde. Aber auch über die Lebensweise der Pflanzen bringen die dem Lichtgenuß gewidmeten Studien neue Aufschlüsse, was schon in dem eben vorgeführten, *Bellis* betreffenden Beispiele angedeutet wurde. In einigen der folgenden Abschnitte werden zahlreiche andere mit dem Lichtgenuß im Zusammenhange stehende biologische Fragen erörtert werden. Vor allem der Zusammenhang der Pflanzengestalt mit der Beleuchtung. In dem der »Lichtraumnutzung« gewidmeten Teile wird gezeigt werden, wie die Pflanze im Raume ihre Organe gegenseitig und zum Lichte so orientiert, daß sie entweder die größte oder doch die ihr am meisten zusagende Lichtmenge empfängt. Hier wird vor allem das Blattstellungsgesetz aus dem Gesichtspunkte der zweckmäßigsten Beleuchtung erörtert werden. Ein weiterer Abschnitt wird sich mit dem Zusammenhange des Wechsels der natürlichen Beleuchtung und der Regeneration des Laubes der Holzgewächse, ein anderer mit dem Einfluß der Beleuchtung auf die Entlaubung der Bäume und Sträucher beschäftigen. Ein besonderer Abschnitt behandelt unter dem Titel »Über das spezifische Grün der Gewächse mit Bezug auf den Lichtgenuß« einen bisher ganz unerörtert gebliebenen, in physiologischer und biologischer Hinsicht interessanten Gegenstand. Ein weiterer Abschnitt ist einer physiologischen Analyse des Lichtgenusses gewidmet. Es wird in diesem Abschnitte der Versuch gemacht, den Lichtgenuß, nämlich die merkwürdige Anpassung der Pflanze an einen bestimmten Anteil des gesamten Tageslichtes, vom physiologischen Standpunkte aus unserem Verständnisse näher zu bringen. Die Methode der photometrischen Untersuchung für pflanzenphysiologische und ökologische Zwecke ist eingehend in einem besonderen Kapitel behandelt und wird sich wohl auch über den Rahmen des Lichtgenusses hinaus als nützlich bewähren.

Man wird aus diesen kurzen Angaben ersehen, wie fruchtbar in theoretischer Beziehung die photometrischen Untersuchungen auf pflanzenphysiologischen und auf benachbarten Gebieten sich gestaltet haben und wird auf Grund dessen sich wohl der Hoffnung

hingeben dürfen, daß sie sich auch in der Zukunft fruchtbringend bewähren werden.

Aber auch nach praktischer Richtung hin, nämlich mit Rücksicht auf eine rationelle Kultur der Gewächse, sind die Lichtgenußstudien nicht gering zu achten, wie man aus den bisher schon unternommenen forst- und landwirtschaftlichen Untersuchungen, die sich auf die von mir ins Leben gerufenen physiologischen Lichtmessungen stützten, entnehmen darf.

In dieser Einleitung wird man wohl auch eine Darstellung der geschichtlichen Entwicklung des Lichtgenußproblems erwarten.

Es ist darüber nicht viel zu sagen, insbesondere in bezug auf die Vorarbeiten, welche ich vorgefunden habe. Wenngleich auch Untersuchungen über den Einfluß der Lichtstärke auf einzelne physiologische, vom Licht abhängige, in der Pflanze sich abspielende Prozesse vorliegen, so ist doch vor mir fast von keiner Seite der ernstliche Versuch gemacht worden, die Beziehungen der Lichtstärke auf die Pflanze als Ganzes zu studieren.

Nur eines einzigen Versuches, welcher an meine Untersuchungen über den Lichtgenuß anklingt, muß hier Erwähnung getan werden. Für die Zwecke der Forstkultur, um nämlich das Lichtbedürfnis der Waldbäume genauer kennen zu lernen, als es bis dahin der Fall war, da man sich auf den bloßen Augenschein verließ, hat Th. Hartig[1]) eine photometrische Methode in Anwendung gebracht, die ihn zu einigen praktischen Resultaten führte. Diese im Jahre 1877 ausgeführte kleine Arbeit ist unbeachtet geblieben und geriet in Vergessenheit, bis ihrer in neuester Zeit anläßlich der Anzeige meiner Lichtgenußarbeiten durch Freiherrn von Tubeuf[2]) wieder Erwähnung getan wurde. Erst durch diese sehr ausführlich gehaltene Besprechung lernte ich Hartigs Abhandlung kennen, fand indes, daß seine Art, die Lichtstärke zu bestimmen, von meiner photometrischen Methode prinzipiell verschieden war. Geschichtlich ist aber Th. Hartigs Arbeit gewiß sehr beachtenswert, da in derselben der erste Versuch gemacht wurde, den gesamten Lichtbedarf der Pflanze nicht wie bis dahin durch den so trügenden Augenschein, sondern methodisch zu ermitteln. In dem letzten Abschnitte dieses Buches, welcher die praktische Anwendung der Lichtgenußbestimmungen auf Pflanzen-

[1]) Th. Hartig, Photometrisches (1877).
[2]) Forstlich-naturwissenschaftliche Zeitung (1897).

kultur zum Gegenstande hat, komme ich auf Th. Hartigs hier genannte Schrift noch zurück.

Th. Hartig war auch der erste, welcher die photographische Methode zu vergleichenden Lichtstärkebestimmungen in die Pflanzenphysiologie einführte. Unabhängig von ihm habe ich bald darauf[1]) zur Bestimmung der Einfallsrichtung des stärksten diffusen Lichtes bei Annahme der fixen Lichtlage der Laubblätter die photographische Methode (durch Benutzung der Talbotschen Papiere) angewendet.

Meine Arbeiten über die Anwendung der photometrischen Methoden in der Pflanzenphysiologie, speziell meine Messungen zur zahlenmäßigen Ermittelung des Lichtgenusses werden schon vielfach in Anwendung gebracht und haben bereits zu zahlreichen Untersuchungen Veranlassung gegeben.

Schimper hat in seiner Pflanzengeographie (1898) das Lichtgenußproblem, vornehmlich auf Grund meiner Methode und Anschauungen erörtert und gefördert. Vom pflanzengeographischen und ökologischen Standpunkte haben sich Hesselman[2]), Kißling[3]) u. a. eingehend mit dieser Frage beschäftigt. Die Anwendung des Begriffes »Lichtgenuß« hat sich, wie die neuen einschlägigen Werke zeigen, vielfach bewährt.

Mehrfache Anregungen haben die von mir ausgebildeten Methoden der Lichtstärkemessung und des Lichtgenusses der Pflanze auf den verschiedenen Gebieten der Pflanzenkultur gegeben. Im letzten Abschnitte werden die Resultate der diesbezüglichen land- und forstwirtschaftlichen Untersuchungen, welche Th. v. Weinzierl, Cieslar, Ewert, Stebler und Volkart, Strakosch, L. Linsbauer zu danken sind, neben meinen eignen einschlägigen Untersuchungen vorgeführt werden.

---

[1]) Heliotropismus II (1880).

[2]) Hesselman, Schwedische Laubwiesen (1904).

[3]) Kißling, Einfluß der chemischen Lichtintensität auf die Vegetation (1895).

Erster Abschnitt.

Die photometrischen Methoden zur Bestimmung des Lichtgenusses der Pflanzen.

Um nach einheitlicher Methode sowohl den absoluten als den relativen Lichtgenuß der Pflanzen ermitteln zu können, ist ein Verfahren erforderlich, welches nicht nur zur Bestimmung der Stärke des gesamten Tageslichtes oder der Lichtstärke eines bestimmten die Pflanze beleuchtenden Himmelsstückes dienlich ist, sondern welches auch ermöglicht, festzustellen, welcher Beleuchtungsstärke ein Gewächs oder ein im natürlichen Verbande befindliches Organ einer Pflanze ausgesetzt ist.

Zur Bestimmung der Tageslichtstärke gibt es zahlreiche Methoden und unter diesen einzelne, welche zu lichtklimatischen Zwecken schon in ausgedehntem Maße benutzt werden und hierfür sich auch bewährt haben[1]). Aber diese Methoden sind schon wegen der voluminösen hierzu erforderlichen Apparate zur Lichtgenußbestimmung nicht geeignet.

Es ist nicht leicht, einen Weg zu finden, der es ermöglicht, die Beleuchtungsstärke eines inmitten der Laubkrone eines Baumes befindlichen Sprosses oder einer unter Gebüsch verborgenen Pflanze zu ermitteln. Aber gerade die so wichtige Feststellung des (absoluten und relativen) Lichtgenußminimums erfordert Messungen an so schwer zugänglichen Orten, woselbst nur sehr kleine kompendiöse Apparate zur Anwendung kommen könen.

Als ich vor etwa fünfzehn Jahren meine Lichtgenußstudien in Angriff nahm, konnte ich in der Literatur keine für meine Zwecke dienliche Methode ausfindig machen, erkannte aber bald, daß die von Bunsen und Roscoe für lichtklimatische Untersuchungen erfundene, allerdings sehr komplizierte und schwer zu handhabende photo-

[1]) Insbesondere die Methode der Bestimmung der Tageshelligkeit mittels des Weberschen Photometers. S. hierüber Leonhard Webers Abhandlung über Taglichtmessungen in Kiel 1890—1892.

graphische Methode ein Prinzip enthält, nach welchem sich ein einfaches für meine Zwecke geeignetes Verfahren hervorbilden läßt.

Ich will gleich bemerken, daß diese Methode nur dazu dient, die sogenannte chemische Lichtintensität zu ermitteln, also jene Lichtstärke, welche von den stark lichtbrechenden, den sogenannten chemischen Lichtstrahlen (den blauen, violetten und ultravioletten) ausgeht. Ich werde aber unten zeigen, daß man innerhalb gewisser Grenzen der Tagesbeleuchtung angenähert diese Methode auch zur Ermittelung der gesamten Lichtstärke, insbesondere zur Feststellung des relativen Lichtgenusses der Pflanze und ihrer Organe mit Vorteil heranziehen kann.

Zuerst benutzten Bunsen und Roscoe das Chlorgas-Photometer[1]) zu Bestimmungen der chemischen Intensität des Tageslichtes. Dieser Apparat war aber ungemein schwierig zu handhaben, auch nur bei ungetrübter Atmosphäre zu gebrauchen, so daß die genannten Forscher selbst diese Methode aufgaben und durch eine leichter ausführbare ersetzten. Dieses oben als photographische Methode kurz bezeichnete Verfahren besteht darin[2]), daß man auf ein in bestimmter Weise bereitetes photographisches Papier (Normalpapier) Licht einwirken läßt, wobei die eintretende Färbung des Papieres unter Berücksichtigung der erforderlichen Zeit mit einem konstanten Farbenton (Normalton, Normalschwärze) verglichen wird. Die nach dieser Methode erfolgende Intensitätsbestimmung beruht auf dem von Bunsen und Roscoe festgestellten Gesetze, demzufolge, innerhalb weiter Grenzen, gleiche Schwärzungen des Normalpapieres gleichen Produkten aus Beleuchtungsdauer (t, t') und chemischer Lichtintensität (J, J') entsprechen. Also: $Jt = J't'$ bei gleicher Schwärzung des Normalpapieres. Diese Gleichung läßt sich auch in die Form bringen:

$$J : J' = t' : t,$$

d. h., für gleiche Schwärzungen des Normalpapieres verhalten sich die zur Geltung gekommenen Lichtintensitäten umgekehrt wie die zur Hervorbringung dieser Schwärzung erforderlichen Zeiten.

Es entspricht also eine bestimmte Färbung des Normalpapieres nicht einer bestimmten Lichtstärke, sondern unendlich vielen und erst die in obigen Gleichungen ausgedrückte Beziehung zwischen Lichtstärke und Zeit (Dauer der Einwirkung) ist für die zu bestimmende Lichtintensität maßgebend.

---

[1]) Poggendorffs Annalen, Bd. 96, 100, 101 und 108.
[2]) Pogg. Ann., Bd. 117 (1862).

Die Herstellung des Normalpapieres macht keine Schwierigkeiten und kann mit den primitivsten Mitteln erfolgen. Man durchtränkt für photographische Zwecke benutztes Papier (z. B. 8 Kilo-Rives-Papier) mit einer dreiprozentigen Kochsalzlösung und läßt das gesalzene, lufttrocken gewordene Papier bei möglichstem Ausschluß chemisch wirkenden Lichtes auf einer zwölfprozentigen Lösung von Silbernitrat zwei Minuten hindurch schwimmen, worauf man es bei Lichtausschluß trocknet. Steht eine photographische Dunkelkammer zur Verfügung, so wird man diese benutzen. Aber es genügt ein dunkler Raum, welcher durch eine Kerzenflamme erhellt ist, die man durch ein rotes Glas deckt. In schwachem Gaslichte, dessen Helligkeit eben ausreicht, um die Prozeduren des »Silberns« vornehmen zu können, kann man ohne weiteres operieren. Das Gaslicht ist bekanntlich so arm an sogenannten chemischen Strahlen, daß während der kurzen Zeit des Silberns keine nachweisliche Zerlegung des Silbersalzes eintritt.

Die Herstellung der Normalschwärze erfordert die größte Sorgfalt und bereitet mancherlei Schwierigkeiten. Die Normalschwärze ist ein inniges Gemenge von 1000 Gewichtsteilen chemisch reinen Zinkoxydes mit 1 Teile reinster Rußkohle. Die Normalschwärze, ein graues feines Pulver, wird durch gelöste Gelatine gebunden und als Deckfarbe auf weißem dünnem Karton aufgetragen. Auf diese Weise erhält man den Normalton (Normalfarbe, Normalschwärze), aus unten anzugebenden Gründen auch Einserton genannt.

Der Normalton ist ein Maß, welches uns instand setzt, die chemische Lichtintensität zahlenmäßig auszudrücken. Die Lichtintensität, welche wirksam ist, um auf dem Normalpapier die Farbe des Normaltons im Zeitraum einer Sekunde hervorzurufen, wird nach Bunsens und Roscoes Vorschlag = 1 gesetzt. In diesem Maße sind alle unten mitgeteilten Lichtintensitäten angegeben. Zur beiläufigen Charakteristik dieser Lichtstärke sei bemerkt, daß hier (Wien) bei unbedecktem Himmel zur Mittagszeit in den ersten Tagen des Mai die Intensität des gesamten Tageslichtes beiläufig = 1 ist.

Nur wenn der Normalton mit der größten Genauigkeit hergestellt wird, sind die mittels desselben gewonnenen Intensitätsbestimmungen mit den von Bunsen und Roscoe ermittelten Werten vergleichbar. Ich bin im Besitz eines einwandfreien Normaltones[1]) und hatte Ge-

[1]) Ich ließ den Normalton zuerst in einer der namhaftesten chemischen Fabriken Deutschlands herstellen. Ich erhielt einen Normalton, den ich Fabrikton nennen will. Ich bat hierauf meinen verehrten, leider inzwischen verstorbenen Kollegen Prof. Weidel, mir genau nach Bunsens Methode Normalschwärze herzustellen. Der Fabrikton war

legenheit, denselben zahlreichen Forschern, welche denselben bei mir erbaten, in für die Bestimmung adjustierter Form zu geben. Gewöhnlich legte ich noch einen höheren »Skalenton« bei (s. unten). Für denjenigen, welcher nicht im Besitz meines Einsertones ist, wird vielleicht die folgende Charakteristik desselben von Wert sein.

Der Normalton hat eine bestimmte Farbe, die man beiläufig als Taubengrau bezeichnen kann. Um diesen Ton mit möglichster Genauigkeit zu charakterisieren, verglich ich denselben mit den Farbentönen der bekannten Raddeschen internationalen Farbenskala, welche zirka 900 Töne umschließt. In dieser Skala kommt kein Ton vor, der mit dem Normalton vollkommen übereinstimmen würde. Wohl aber nähert sich der Normalton jenem Skalenton, welcher in den Raddeschen Tafeln folgendermaßen bezeichnet ist: 20 Blau, erster Übergang in Violett *u*. Dieser Ton ist etwas tiefer als der Normalton und entspricht, nach unseren übereinstimmenden Beobachtungen, welche von Herrn L. v. Portheim, Frl. Dr. Pollak und mir im pflanzenphysiologischen Institute ausgeführt wurden, dem Werte 1.3.

Bevor ich angebe, in welcher Weise nach meiner Methode mittels des Normalpapieres und des Normaltones die Lichtintensität bestimmt wird, will ich in Kürze das sehr verwickelte und schwierig durchzuführende von Bunsen und Roscoe angegebene Verfahren schildern.

Das ursprünglich von Bunsen und Roscoe eingehaltene Verfahren bestand in der Anwendung eines »Pendelphotometers«[1]). Dieser Apparat ermöglicht es, das Normalpapier durch eine kurze, aber genau bestimmbare Zeit der Wirkung des bezüglich seiner chemischen Lichtintensität zu prüfenden Lichtes auszusetzen, wobei ein Streifen von abfallender Schwärze erhalten wird. Die Insolationszeit für jeden

entschieden dunkler. Ich wandte mich (1892) an Bunsen mit der Bitte, die beiden ihm übersendeten Töne mit seinem Normalton zu vergleichen. Bunsen teilte mir mit, daß er den Normalton nicht mehr besitze, daß aber seiner Erinnerung nach der Weidelsche Ton richtiger als der Fabrikton sei, und empfahl, den Ton von Prof. Weidel nochmals herstellen zu lassen. Wenn der neue mit dem alten Tone übereinstimme, sei an der Richtigkeit der Weidelschen Darstellungsmethode nicht zu zweifeln. Herr Prof. Weidel hatte die Güte, den Ton noch zweimal darzustellen. Es stimmen alle seine Töne genau untereinander überein. Ich habe mich schließlich noch an Sir Henry Roscoe mit der Bitte um Vergleich seines Tones mit dem Weidelschen gewendet. Aber auch er war nicht mehr im Besitze des Originaltons, sprach sich aber auch dahin aus, daß nach seiner Erinnerung der Weidelsche Ton der richtige zu sein scheine. Für die Übereinstimmung des letzteren mit dem Original spricht sowohl die Gleichheit der drei Weidelschen Töne, als auch die vielfache Übereinstimmung, in welcher meine Beobachtungen mit den von Bunsen und Roscoe herrührenden stehen.

[1]) Bunsen und Roscoe l. c. Bd. 117 (1862) S. 531. Ich habe anfangs auch mit diesem Apparat gearbeitet. Ein genau nach der Vorschrift von Bunsen und Roscoe hergestelltes Pendelphotometer befindet sich im Besitze des pflanzenphysiologischen Institutes der Wiener Universität.

Querschnitt dieses Streifens läßt sich aus der Schwingungsdauer und der Amplitude des Pendels bestimmen. Die Reziproke der auf diese Weise gefundenen in Sekunden ausgedrückten Zeit gibt den Intensitätswert in Bunsen-Roscoescher Einheit an. Der Vergleich der im Tageslichte beobachteten Färbung des Normalpapieres wird in der Dunkelkammer bei Natriumlicht vorgenommen. Die näheren Details dieser schwierigen Methode mögen im Original nachgesehen werden.

Das Bunsen-Roscoesche Verfahren wurde später von Roscoe (1865) und weiterhin von Stelling (1878) in einigen Punkten vereinfacht. Immerhin blieb die Methode noch verwickelt und schwierig zu handhaben, da die Anfertigung einer photochemisch herzustellenden kalibrierten Skala und die Beobachtung bei Natriumlicht in der Dunkelkammer erforderlich war. Vor allem eignete sich das Verfahren nicht zu direkten Lichtgenußbestimmungen. Auf diese Wandlungen der ursprünglichen Bunsen-Roscoeschen Methode kann ich hier nicht eingehen, sondern begnüge mich damit, auf jene Darlegungen zu verweisen, welche ich hierüber bei früherer Gelegenheit vorbrachte[1]).

Ich komme nun zur Beschreibung der von mir angegebenen Methoden zur Bestimmung der Lichtintensität, welche allerdings auf den von Bunsen und Roscoe angegebenen Prinzipien beruhen, aber bei zum mindesten gleicher Genauigkeit (s. unten) viel einfacher und expeditiver sind und mit einem kompendiösen Apparate ausgeführt werden können, so daß sich beispielsweise an einem im Innern der Baumkrone befindlichen Blatte eine Lichtgenußbestimmung durchführen läßt. Es fällt das Pendelphotometer fort und die Bestimmung wird direkt am Beobachtungsorte ausgeführt, während nach den früheren Verfahrungsarten die Ermittelung des Zahlenwertes der Intensität in einer mit Natriumlicht beleuchteten Dunkelkammer erfolgen mußte.

Zur Auffindung der Lichtstärke nach meinem Verfahren ist außer dem Normalpapier und dem Normalton noch erforderlich ein höchst einfacher, aus einem Holzbrettchen hergestellter Handinsolator, dessen Einrichtung der der Fig. 1 beigegebenen Erklärung zu entnehmen ist, ferner eine passend eingerichtete Sekundenuhr.

Ich benutze eine Sekundenuhr, welche so eingerichtet ist, daß die Zeitbestimmung ohne unmittelbare Ablesung auf dem Zifferblatt erfolgen kann, so zwar, daß es möglich ist, die Übereinstimmung der Färbung des Normalpapieres mit dem Normalton zu beobachten, ohne auf die Uhr sehen zu müssen und dabei doch die richtige Zeitdauer zu finden. Ich bediene mich zu diesem Zwecke jener Uhren, welche als Chrono-

[1]) Wiesner, Photochem. Klima von Wien, Kairo und Buitenzorg (1896) S. 77—79.

graphen bekannt und jetzt allenthalben leicht käuflich zu erwerben sind. Dieser Chronograph ist eine Sekundenuhr, welche durch Druck auf die Feder in Gang gesetzt wird und durch einen zweiten Druck zum Stillstand gebracht werden kann. Durch einen dritten Druck auf die Feder geht der Zeiger wieder auf o (60) zurück. Ein Zeiger des Chronographen gibt Sekunden, der zweite Minuten bis zur Dauer einer halben Stunde an. Dieser sogenannte Chronograph gewährt also den Vorteil, daß man mittels desselben die Zeitbestimmung vornehmen kann, ohne auf die Uhr sehen zu müssen. In demselben Augenblicke, in welchem die Lichtbestimmung beginnt, drückt man auf die Feder, und in dem Momente, in welchem die Beobachtung schließt (z. B. wenn auf dem Normalpapier der Normalton erreicht ist), arretiert man. Die Zeitbestimmung ist selbstverständlich von der Genauigkeit des Chronographen abhängig. Die Ablesung ist bis auf 0.2″ genau.

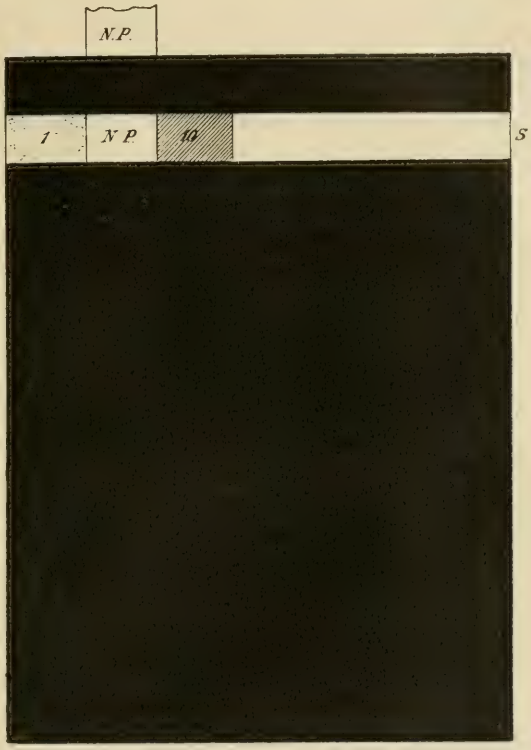

Fig. 1. Insolator in natürlicher Größe. *ss* Schlitz, in welchem Normalton und Normalpapier unbedeckt liegen, im übrigen durch fest anliegendes, schwarzes Papier gedeckt sind. *N. P.* Normalpapier. 1 Normalton (Einserton). 10 Skalenton (Zehnerton).

Die Intensitätsbestimmung wird in folgender Weise vorgenommen. In den Insolator wird ein Streifen des Normaltones hineingeschoben und daneben mit der nötigen Vorsicht ein Streifen des Normalpapieres, das man so lange bedeckt hält, bis die Bestimmung beginnt. Man bringt den Insolator in die erforderliche Lage, stellt denselben z. B. bei Bestimmung des gesamten Tageslichtes horizontal, setzt die Uhr in Gang und läßt das Licht so lange einwirken, bis auf dem Normalpapier die Farbe des Normaltones erschienen ist. In dem Augenblicke arretiert man die Uhr.

Aus der Zeit, welche vom Beginn bis zum Schlusse der Bestimmung verfloß, ermittelt man die Intensität, indem man die Zahl Eins durch die Zahl der zur Färbung erforderlich gewesenen Sekunden dividiert. Waren z. B. 8″ erforderlich, damit auf dem Normalpapier die Normalfarbe erschien, so ist die Intensität $J = 1 : 8 = 0.125$ in Bunsenscher Einheit ausgedrückt.

Auf einige noch zu beachtende Einzelheiten und einige Vervollkommnungen des Verfahrens werde ich später noch einzugehen haben. —

Bestimmungen des relativen Lichtgenusses ohne Zuhilfenahme des Normaltones.

Ich will nun zeigen, daß man zwei Lichtstärken ohne Zuhilfenahme des Normaltones untereinander vergleichen kann, mithin auf diese Weise den relativen Lichtgenuß zu ermitteln imstande ist.

Ein Streifen (*a*) des Normalpapieres wird in horizontaler Lage der Einwirkung des gesamten Tageslichtes ausgesetzt, zu gleicher Zeit wird ebenso lange ein zweiter Streifen (*b*) an der Pflanze oder an einer bestimmten Stelle der Pflanze (z. B. innerhalb der Baumkrone) in der für den Versuch erforderlichen Lage (z. B. an einem in fixer Lichtlage befindlichen Blatte auf der Oberfläche desselben) befestigt. Man erhält auf diese Weise zwei Streifen (*a*, *b*) von ungleicher Färbung. Da die Färbungen dieser Streifen in der gleichen Zeit erfolgten, so läßt sich hieraus das Verhältnis der Lichtstärke, welche auf den Vergleichsorten herrschte, und nur darauf kommt es an, bestimmen. Diese beiden Streifen werden unter der erforderlichen Vorsicht, also bei Ausschluß störender Lichtwirkungen, welche zu einer Veränderung der Farbentöne führen könnten, in den Insolator gebracht und ein frischer Streifen des Normalpapieres nebenher eingefügt. Nun stellt man den Insolator im diffusen Tageslichte in der Nähe eines Fensters auf und wartet bis das frische Normalpapier die Farbe der beiden gefärbten Streifen *a* und *b* angenommen hat. Da aber diese beiden Färbungen während der im Lichte erfolgenden Bestimmung sich ändern, so schiebt man nach und nach die unter der schwarzen Hülle des Insolators befindlichen Streifen ins Licht, bis eine frisch hervorgezogene Partie der Streifen genau die Färbung, welche auf dem frischen Streifen entstanden ist, angenommen hat. Wenn 75 Sekunden verfließen, bis der frische Streifen die Farbe von *a*, und 25 Sekunden bis er die Farbe von *b* angenommen hat, so verhält sich die Stärke des gesamten Tageslichts zu der an der betreffenden Stelle der Pflanze herrschenden wie $75 : 25 = 3 : 1$. Die Pflanze oder das betreffende Organ der Pflanze erhält also den dritten Teil der chemischen Intensität des

gesamten Tageslichtes. Der relative Lichtgenuß der betreffenden Pflanze oder des betreffenden Organs ist also gleich $\frac{1}{3}$.

Diese Bestimmung ist unter der Voraussetzung richtig, daß sich während des Vergleichs die Intensität des benutzten Lichtes nicht geändert hat. Um einen durch Änderung der Lichtstärke herbeigeführten Fehler zu beseitigen, wiederholt man die Bestimmung des Zeitwertes für *b* solange, bis der Zeitwert für *a* erreicht ist, und nimmt aus diesen Werten das Mittel. Erhalte ich z. B. für *a* den Wert 75″, für *b* aufeinanderfolgend die Werte 24, 26, 25″, also im Mittel 25″, so ist dieser Wert mit dem für *a* ermittelten Wert 75″ in Vergleich zu setzen.

Inwieweit man aus diesen zur Bestimmung des relativen Lichtgenusses dienenden Zahlen den absoluten Lichtgenuß zu ermitteln imstande ist, soll weiter unten auseinandergesetzt werden.

Bestimmung des absoluten und relativen Lichtgenusses mit Zuhilfenahme höherer Töne (Skalentöne). Es ist leicht einzusehen, daß mittlere und niedere Lichtintensitäten mit Zuhilfenahme des Normaltons unschwer zu ermitteln sind. Je höher aber die Lichtintensität gelegen ist, desto unsicherer wird die Bestimmung. Schon rücksichtlich der Intensität = 1 leuchtet dies ein. Denn hier tritt bei Benutzung des Einsertones die Farbe auf dem Normalpapier schon nach einer Sekunde ein; es ist aber mittelst des Chronographen schwer möglich, den Zeitraum einer Sekunde genau zu bemessen. Die Intensität des gesamten Tageslichtes steigt aber selbst in unseren Breiten auch schon bei niederen Seehöhen weit über 1.

Ich kam bald auf den Gedanken höhere Töne herzustellen und diese zur Bestimmung zu verwenden. Wenn ich bei der Intensität = 1 beispielsweise durch *n* Sekunden belichte, so bekomme ich eine Färbung, aus welcher ich die Lichtstärke ableiten kann, wenn ich *n* durch die zur Erreichung dieser Färbung erforderliche Zeit dividiere. Es handelt sich nun darum, die auf solche Weise erhaltenen Farbentöne (Skalentöne) zu kopieren. Natürlich müssen hierzu lichtbeständige Farben benutzt werden. Nach vielfachen Versuchen über die Lichtbeständigkeit käuflicher Farben entschied ich mich behufs Herstellung der Skalentöne für die Lefrancschen Farben, welche, abgesehen von einem der beiden blauen Töne (*bleu minéral*), als ganz lichtbeständig bezeichnet werden dürfen, da sie nach hundertstündiger Einwirkung von Sonnenlicht keine merkliche Änderung erfahren, wenn sie auf Papier aufgetragen werden. Auch im Dunkeln aufbewahrt ändern sie sich nicht. Durch Mischung von Schwarz, Blau (*outremer cobalt*) und etwas Rot erhalte ich auf Papier Färbungen, welche mit den auf dem Normalpapier photographisch entstehenden übereinstimmen.

Es ist nun sehr schwierig, Skalentöne zu bekommen, welche im trocknen Zustande genau einem Zweier-, Dreierton usw. entsprechen. Aber es läßt sich durch Vergleich mit dem Normalton (Einserton) der Tonwert stets sicher bestimmen. Wenn z. B. bei einer bestimmten Lichtintensität 5″ erforderlich sind, damit auf dem Normalpapier der Einserton zum Vorschein kommt, und wenn 33″ nötig sind, damit auf dem Normalpapier ein seinem Werte nach zu bestimmender Farbenton entstehe, so ist dieser Skalenton gleich 6.6. Um mit Zuhilfenahme dieses Skalentons die Lichtintensität zu erhalten, muß ich die Zahl 6.6 durch die Zahl der Sekunden dividieren, welche erforderlich waren, um auf dem Normalpapier diesen Skalenton hervorzubringen[1]). Durch diese Art der Verwendung von Skalentönen gelingt es wie mit dem Normalton, die chemische Lichtintensität im Bunsenschen Maß auszudrücken.

Gemischtes Verfahren. In manchen Fällen ist es schwierig, ja unmöglich, den Farbenton des Normalpapieres mit dem Normalton zu vergleichen. In solchen Fällen bestimmt man die Intensität des gesamten Tageslichts mittelst des Normaltons (oder eines Skalentones). Sodann setzt man zwei Streifen (*a*, *b*) des Normalpapieres durch gleiche Zeiten dem Lichte aus, und zwar *a* dem gesamten Tageslichte, *b* hingegen jenem Lichte, welches die zu untersuchende Pflanze, oder der zu untersuchende Pflanzenteil, empfängt. Mit Zuhilfenahme des Normal- (oder eines Skalentones) hätte man beispielsweise 0.845 als Intensitätswert für das gesamte Tageslicht erhalten. Nach der oben angegebenen Methode (Bestimmung von Lichtstärkeverhältnissen ohne Zuhilfenahme des Normaltones) hätte man gefunden, daß der auf *a* entstandene Ton nach 50″, der auf *b* entstandene Ton nach 5″ hervorgebracht wurde. Die beiden Lichtintensitäten verhalten sich also zueinander wie 10 : 1; mithin war die Pflanze, respektive der betreffende Pflanzenteil von einem Lichte beleuchtet, dessen Intensität = 0.0845 betrug.

Für die Ermittelung des absoluten Lichtgenusses von versteckt auftretenden Pflanzen oder auch des Lichtgenußminimums von Holzgewächsen leistet diese gemischte Methode oft gute Dienste.

Bestimmung der chemischen Intensität des diffusen und des direkten Sonnenlichtes. Es ist schon oben auf die hohe Bedeutung des diffusen Tageslichtes für die Lebensprozesse der Pflanze hingewiesen worden. Aber auch die Wirkung der direkten (parallelen) Sonnenstrahlen kommt mehrfach in Betracht. Wenn nun

---

[1]) Näheres über die Erzeugung der Skalentöne s. Wiesner, Photoch. Klima von Wien usw., S. 82.

für gewöhnlich die Intensität des gesamten Tageslichts für pflanzenphysiologische Zwecke ermittelt und dem Werte des Lichtgenusses der Pflanze zugrunde gelegt wird, so ist doch nicht selten erforderlich, auf die Menge des diffusen und des direkten Sonnenlichtes im gemischten Tageslichte Rücksicht zu nehmen.

Ich benutzte anfänglich zur Ermittlung des Verhältnisses von direktem und diffusem Licht jenes Verfahren, welches zuerst von Roscoe angegeben wurde[1]). Es besteht in Folgendem. Eine kleine, undurchsichtige, mattgeschwärzte Kugel wird an einem Faden aufgehängt. Es wird nun die chemische Intensität des auf die Horizontalfläche projizierten Schattens dieser Kugel bestimmt durch den innerhalb einer bestimmten Zeit sich einstellenden Schwärzungsgrad des vom Schattenlichte getroffenen Normalpapieres. Diese Intensität (Jd) entspricht der Intensität des diffusen Lichtes. Nebenher und gleichzeitig wird die Intensität des Gesamtlichtes (Jg) welches sich aus direktem Sonnenlicht und diffusem Lichte zusammensetzt, ermittelt. Es ist bestimmt durch die Schwärzung, welche das unbeschattete Normalpapier im Lichte annimmt. Aus den Schwärzungen wird mittelst des kalibrierten Streifens im Natriumlichte die Intensität des Gesamtlichtes und des diffusen Lichtes abgeleitet. Die Intensität des direkten Sonnenlichtes (Js) ergibt sich aus der Differenz beider Werte; es ist

$$Js = Jg - Jd.$$

Ich habe die Methode der indirekten Bestimmung später durch ein viel einfacheres direktes Verfahren ersetzt[2]).

Dieses neue Verfahren besteht in Folgendem: Man richtet bei Sonnenschein den ordnungsmäßig adjustierten Insolator horizontal, aber so, daß er von der vollen Sonne getroffen wird, indem man sich genau der Sonne gegenüberstellt. Es wird nun die Zeit bestimmt, welche erforderlich ist, damit auf dem Normalpapier der Normalton (1) oder erforderlichen Falls ein bestimmter Skalenton erscheint. Nun wendet sich der Beobachter um 180°, so daß er die Sonne genau im Rücken hat und der Insolator, beziehungsweise das Normalpapier im Schatten seines Kopfes zu liegen kommt. Alsdann wird die Zeit bestimmt, welche nötig ist, damit auf dem beschatteten Normalpapier der Normalton (1) oder ein bestimmter Skalenton erscheint. Die hierbei erhaltenen Zeiten sind der Intensität des Gesamtlichtes (Jg) beziehungsweise der Intensität des diffusen Lichtes (Jd) umgekehrt proportional.

[1]) Roscoe und Baxendell Pogg. Ann. Bd. 128 (1866) und Roscoe und Thorpe Philos. Transact. t. 160 (1870).

[2]) Zuerst beschrieben in meiner Abhandlung »Photochem. Klima im Yellowstonegebiet usw.« (1906).

Es würde z. B. ein Zeitraum von 8 Sekunden erforderlich sein, damit bei Sonnenbeleuchtung der Ton 1 auf dem Normalpapier zum Vorschein kommt, und 27 Sekunden, damit dieser Ton auf dem durch meinen Kopf beschatteten Normalpapier erscheint. Es ist dann $Jg = 1 : 8 = 0.125$; $Jd = 1 : 27 = 0.037$, mithin die Intensität des direkten Sonnenlichtes $Js = Jg - Jd = 0.088$.

Ich muß bemerken, daß bei dieser Methode wohl das gesamte direkte Sonnenlicht, aber nicht das gesamte diffuse Licht gemessen

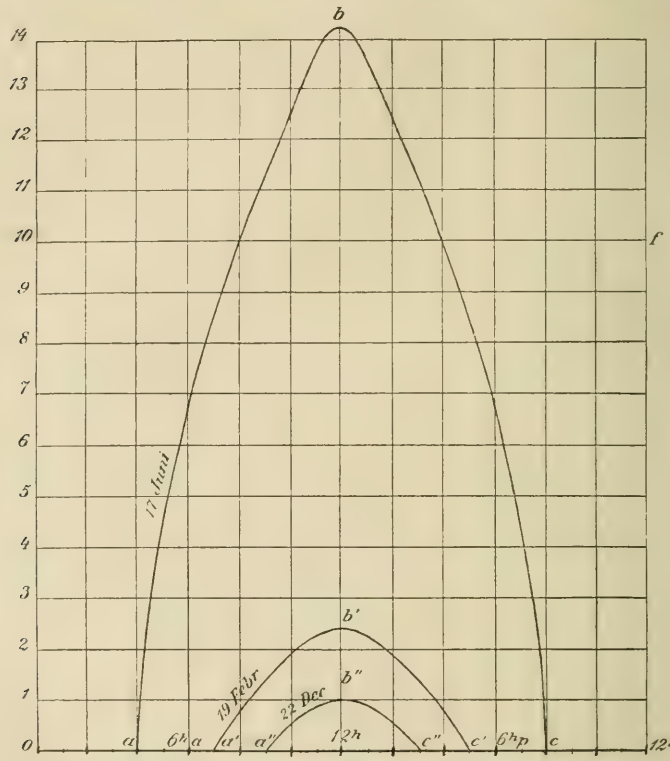

Fig. 2. Lichtsummen. Schematisch, nämlich ohne Rücksicht auf kleinere Schwankungen. o—12^h—12^h, Zeit; o—14, Intensität. 10 = 1 in Bunsenschem Maße. $0.10 f\, 12^h\, o = 1000$. $abca$ Lichtsumme am 17. Juni 1893 = 419. $a'b'c'a'$ Lichtsumme am 19. Februar 1894 = 58. $a''b''c''a''$ Lichtsumme am 22. Dezember 1894 = 16.

wird, indem der den Insolator beschattende Kopf einen Teil des Himmelslichtes fortnimmt. Es ist derselbe Fehler, der auch meiner gewöhnlichen Taglichtbestimmung anhaftet. Man wird die Beobachtung nun selbstverständlich so einrichten, daß der Fehler möglichst verkleinert wird. Man hält den Insolator derart, daß der Kopf des Beobachters möglichst wenig Himmelslicht fortnimmt, und erreicht dies dadurch, daß man mit unbedecktem Kopfe beobachtet oder das Haupt nur

mit einer möglichst wenig voluminösen Kappe bedeckt hält, und daß man den selbstverständlich horizontal liegenden Insolator möglichst hoch und möglichst weit vom Kopfe entfernt etwa in der Höhe des Mundes und soweit entfernt hält, als es die Vergleichung von Normalpapier und Skalenton zuläßt. Trotz des genannten Fehlers ist diese sehr expeditive Methode nicht ungenauer als die Roscoesche, was ich unten noch näher begründen werde. —

Bestimmung von Lichtsummen. Beim Studium des Lichtgenusses ist oft Rücksicht zu nehmen auf die Lichtmenge (Lichtsumme), welcher eine Pflanze in einer bestimmten Periode (z. B. in der ganzen Vegetationsperiode oder zur Blütezeit usw.) ausgesetzt ist.

Roscoe hat eine einfachere Methode angegeben, welche gestattet, aus den beobachteten Intensitätswerten eines Tages, Monates oder Jahres die Lichtsummen für die betreffenden Zeitabschnitte zu ermitteln. Es ist dies eine graphische Integrationsmethode, welche darin besteht, daß man die Fläche bestimmt, welche durch die Abszissenachse eines Koordinatensystems und durch die Intensitätskurve gebildet wird. Auf der Abszissenachse ist Zeit, auf der Ordinate Intensität aufgetragen. Die korrespondierenden Punkte setzen die Intensitätskurve zusammen (Fig. 2).

Vergleicht man nun diese Fläche mit einer Rechteckfläche, welche von einer Grundlinie $= 24^h$ und einer Höhe gebildet wird, welche der Intensität $= 1$ entspricht, und setzt man diese Rechteckfläche $= 1000$, so drückt der resultierende Bruchteil von 1000 diese Lichtsumme in einer gut verwendbaren Vergleichszahl aus. Beispielsweise führe ich an, daß ich in Wien im Jahre 1893/94 (Mai—Mai) die höchste Lichtsumme ($= 419$) am 17. Juni und die kleinste ($= 6.2$) am 17. November beobachtete.

Genauigkeit der vorgetragenen Methoden. Indem ich nunmehr die Genauigkeit meiner Methode mit jener der älteren oben genannten in Vergleich setze, habe ich vor allem hervorzuheben, daß es sich bei allen diesen Verfahrungsarten eingestandenermaßen um keine große Genauigkeit handelt und selbst bei sorgfältiger Ausführung Fehler bis zu 10% vorkommen können. Nun wird vielleicht dieser Fehler zu groß erscheinen, um zu brauchbaren Resultaten über den Lichtgenuß der Pflanze zu gelangen. Genau betrachtet ist ein solcher Einwurf nicht berechtigt. Denn früher war man auf rohe Schätzungen durch den Augenschein angewiesen und charakterisierte das Verhältnis der Pflanze zum natürlichen Lichte nur dadurch, daß man sagte: die Pflanze komme an sonnigen, halbschattigen, schattigen Standorten vor und dgl. m. Wenn ich aber nach den vorgeführten Methoden finde, daß das Minimum des Lichtgenusses beispielsweise $\frac{1}{72}$ betrage,

so bewegt sich im äußersten Falle der bei diesen Methoden mögliche Fehler zwischen $\frac{1}{69}$ und $\frac{1}{75}$, was immerhin doch im Vergleiche zur groben Schätzung einen brauchbaren Wert repräsentiert. Solche Fehler kommen aber nur selten vor, auch ist man ja durch Wiederholung des Versuches in der Lage den Fehler sehr einzuschränken.

Ich habe zahlreiche vergleichende Versuche über die Genauigkeit der Bestimmung der chemischen Lichintensität nach dem Bunsen-Roscoeschen, dem späteren Roscoeschen, dem Stellingschen und meinem Verfahren angestellt und bin zu dem Resultate gekommen, daß bei den ersten drei Methoden der mittlere Fehler bis auf $\pm$ 5 Prozent steigt, hingegen bei meiner Methode bis auf $\pm$ 4 Prozent. Die Ermittelung der mittleren Fehler erfolgte durchaus nach der Methode der kleinsten Quadrate. Dem mittleren Fehler von $\pm$ 5 Prozent entspricht ein wahrscheinlicher Fehler von $\pm$ 2.7 Prozent. Der wahrscheinliche Fehler nach meiner Methode beträgt beiläufig $\pm$ 2.5 Prozent[1]).

Auch die Roscoesche Methode der Bestimmung des diffusen und des direkten Sonnenlichtes wurde rücksichtlich ihrer Genauigkeit mit der von mir erfundenen verglichen, wobei sich herausstellte, daß letztere der ersteren nicht nachsteht und sich nur innerhalb jener Fehlergrenzen bewegt, welche meiner Methode der direkten Ermittlung der chemischen Lichtintensität anhaften.

Es erscheint überraschend, daß meine Methode der direkten Bestimmung des diffusen und direkten Sonnenlichtes, deren Vorteil, sehr expeditiv zu sein, wohl einleuchtet, der Roscoeschen an Genauigkeit nicht nachsteht, da der Entzug an Himmelslicht bei ersterer durch eine kleine Metallkugel von ein paar Millimetern im Durchmesser, bei letzteren durch den Oberteil des Kopfes des Beobachters geschieht. Aber die knapp über dem Normalpapier angebrachte Kugel nimmt gerade das stärkste diffuse Himmelslicht fort, nämlich jenes, welches vom Zenith kommt, während der den Schatten erzeugende Kopf sehr stark zur Seite steht, so daß das Zenithlicht zur vollen Wirkung gelangt.

Einige Mängel der Methode und Versuche dieselben zu beseitigen. Es ist einige Übung vonnöten, um die Übereinstimmung des Normaltones (oder eines anderen Skalentones) mit der im Lichte erfolgenden Färbung des Normalpapieres zu finden. Man fühlt das Bedürfnis, den Insolator mehr in die Nähe des Auges zu rücken, um schärfer sehen zu können, wobei ein Teil

---

[1]) Näheres hierüber s. Wiesner, Photochem. Klima von Wien, Kairo und Buitenzorg usw. l. c. S. 88—93.

des Himmelslichtes abgeschnitten wird, was zu einer Ungenauigkeit der Bestimmung führt. Man kann diesen Übelstand dadurch beseitigen, daß man den Insolator mit einem gelben Glase bedeckt, welches sog. chemisches Licht nicht oder nur in so geschwächtem Maße durchläßt, daß bei der Bedeckung des Normalpapieres mit einem solchen Glase keine nachweisliche Erhöhung des Farbentones zu befürchten ist. Nunmehr rückt man den Insolator zum genauen Vergleiche der Farbentöne so nahe ans Auge, als es erforderlich ist, um einen scharfen Vergleich vornehmen zu können. Selbstverständlich wird die Zeitbestimmung während dieser Prozedur unterbrochen. Fand man, daß der zur Prüfung verwendete Ton noch nicht erreicht ist, so setzt man die Einwirkung des Lichtes fort, nachdem man das Glas wieder entfernt und den Insolator in die richtige Lage gebracht hat. Im Bedarfsfalle wird die Prozedur wiederholt. Die Anwendung des gelben Glases hat noch einen anderen Vorteil. Die im Lichte erfolgende Färbung des Normalpapieres weicht manchmal durch eine Nuance von den Skalentönen ab, welche die Beurteilung der Tonhöhe stört. Durch Bedeckung mit dem gelben Glase fällt diese Nuance fort, sowohl der Skalenton als das photographisch gefärbte Papier besitzen dann eine graue, ins Bräunliche fallende Farbe und der Vergleich der Tonhöhe kann mit größerer Sicherheit vorgenommen werden. —

Ein anderer sehr fühlbarer Mangel, welcher in gleichem Maße den Verfahren von Bunsen-Roscoe, Stelling und meinem anhaftet, besteht in der geringen Haltbarkeit des Normalpapieres, welches täglich neu hergestellt werden muß. Die gesalzenen Papiere können allerdings unverändert aufbewahrt werden, aber das »Silbern« muß immer neu durchgeführt werden, da das Normalpapier sich meist nur 16 Stunden unverändert erhält. In den Tropen (Java) hielt es sich bei der hohen Temperatur und großen Luftfeuchtigkeit nur wenige Stunden. Relativ sehr haltbar fand ich es in der wohl warmen aber trockenen Luft Kairos, wo ich es oft noch nach 24 Stunden unverändert fand, ebenso an trockenen Tagen in der Adventbay (Spitzbergen).

Es gibt nun zahlreiche andere photographische Papiere, welche an Stelle des Bunsen-Roscoeschen Normalpapieres angewendet werden können, nämlich diejenigen, welche dem obigen Gesetze $Jt = J't'$ Genüge leisten. Aber indem man dieselben benützt, muß man auf den unmittelbaren Vergleich mit dem Normalton, bezw. den Skalentönen verzichten. Nichtsdestoweniger habe ich oftmals mit Vorteil, insbesondere auf Reisen bei raschem Wechsel des Domizils, solche Papiere zur Anwendung gebracht.

Für indirekte Bestimmungen sind sie ohne weiteres in demselben Maße wie das Normalpapier zulässig; z. B. wenn man Oberlicht mit Vorderlicht rücksichtlich ihrer Stärke vergleicht, oder bei Bestimmung des relativen Lichtgenusses. Es wird sich immer nur darum handeln, zu prüfen, ob ein fragliches Papier diesem Gesetze Genüge leistet. Nach obiger Auseinandersetzung kann dies gar keine Schwierigkeit bereiten. Wenn ich beispielsweise in einem Zimmer zwei oder drei Orte ausfindig mache, an welchen zu gleicher Zeit die Intensitäten sich wie 1 : 2 : 3 verhalten, so müssen die Zeiten, welche zu gleichen Schwärzungen eines zu prüfenden Papieres führen, sich zueinander verhalten wie $1 : \frac{1}{2} : \frac{1}{3}$. Man kann noch zahlreiche andere Wege einschlagen, um die Gültigkeit des genannten Gesetzes bezüglich eines fraglichen Papieres zu finden.

Ich habe sehr häufig, um photographische Papiere auf ihre Verwendbarkeit zur Bestimmung von Lichtintensitäten zu prüfen, mich des folgenden Verfahrens bedient. In der Dunkelkammer des pflanzenphysiologischen Instituts disponiere ich über eine Nernst-Lampe von 1285 Kerzen Lichtstärke. Vor dieser Lampe werden die zu prüfenden Papiere in Entfernungen von 1, 2, 3, 4 und 5 m aufgestellt und es wird geprüft, in welchen Zeiten das fragliche Papier in den einzelnen Entfernungen von der Lampe einen bestimmten Farbenton, z. B. den Normalton, annimmt. Diese Zeiten müssen sich, wenn das Papier dem Bunsenschen Gesetze Genüge leistet, zu einander verhalten wie 1 : 4 : 9 : 16 : 25, nämlich wie die Quadrate der Entfernungen des Papieres von der Lampe.

Im nächstfolgenden Abschnitt werde ich ein einfaches Verfahren auseinandersetzen, welches erlaubt im Tageslichte zu prüfen, ob ein fragliches photographisches Papier dem Gesetze $Jt = J't'$ entspricht.

Eine andere Frage ist es, ob mit solchen Papieren auch der absolute Lichtgenuß bestimmt werden kann, allgemein gesagt, ob sich mit demselben im Bunsen-Roscoeschen Maße auszudrückende Intensitätswerte gewinnen lassen. Die Sache ist ausführbar, erfordert aber einen besonderen Vergleich. Man nimmt ein derartiges Papier und läßt so lange konstantes Tageslicht oder künstliches Licht von konstanter Leuchtkraft einwirken, bis man eine deutliche Färbung bekommt. Diese Färbung wird mittelst der Lefrancschen Farben kopiert. Nach dem Trocknen bringt man in den Insolator diesen neuen Farbenton (x), einen Streifen des photographischen Papieres (a), einen Streifen vom Normalpapier (b) und den Normalton. Nun wartet man, bis unter Einwirkung des konstanten Lichtes auf b die Farbe des Normaltones (n'') und bis auf a der Ton x erschienen ist (n'').

Aus den zur Erreichung von m'' und n'' erforderlichen Zeiten läßt sich unter Zugrundelegung des Intensitätsgesetzes die Konstante für x berechnen, welche erlaubt, aus der gefundenen Zeit die Intensität in Bunsenschem Maße auszudrücken. Selbstversändlich vereinfacht sich das Verfahren sehr, wenn die auf dem zu prüfenden Papiere entstehende Farbe dem Normalton oder einem Skalenton entspricht. Es ist ratsam, die Konstanten für verschiedene Helligkeiten zu ermitteln, dann für verschiedene Zeiten (z. B. für 10″, 50″ 100″ . . .) im einzelnen festzustellen und je nach der zur Erreichung des Farbentones x erforderlichen Zeit die entsprechende Konstante in Rechnung zu ziehen. Die Konstante bleibt für mittlere Helligkeiten unveränderlich, und nur für sehr geringe und sehr hohe Intensitäten ergeben sich Unterschiede, welche bei Bestimmungen des absoluten Lichtgenusses selbstverständlich berücksichtigt werden müssen.

In betreff der käuflichen Papiere, welche statt Normalpapier zu Lichtmessungen hier empfohlen werden, muß noch auf eine nicht außer acht zu lassende Vorsicht die Aufmerksamkeit gelenkt werden. Dieselben kommen in lichtdicht verschlossenen Paketen in den Handel. In der Regel sind die Blätter im Paket in völlig gleichem Maße lichtempfindlich. Es ist mir aber doch mehrmals vorgekommen, daß dies nicht der Fall war. Man muß sich also vorerst von der photographischen Homogenität dieser Papiere überzeugen. Es geschieht dies am einfachsten in der Weise, daß man in einem dunkeln Raume, welcher von einem Lichte erhellt wird, das auf die Papiere nicht wirkt, von jedem Blatt der Pakete einen schmalen Streifen abschneidet, nummeriert und sodann diese Streifen einer gleichmäßigen Tagesbeleuchtung aussetzt. Nur die in völlig gleicher Weise sich färbenden Papiere sind zu Lichtmessungen zulässig. Nach diesem einfachen Verfahren wird man leicht diejenigen Blätter eines Paketes ausfindig machen können, welche zu den Lichtmessungen nicht benutzt werden dürfen.

Die käuflichen photographischen Papiere sind in der Regel Chlorsilber- oder Bromsilberpapiere. Die ersteren sind bloß für sog. chemische Strahlen empfindlich. Die Wirkung des Lichtes auf dieselben reicht einerseits ins Ultraviolett, andrerseits bis *F*. Die letzteren werden allerdings hauptsächlich durch die sog. chemischen Strahlen affiziert, doch ist eine schwächere Wirkung auch im schwachbrechbaren Teil des Spektrums wahrnehmbar.

Ich bemerke hier, daß J. M. Eder ein im nächsten Paragraphen zu schilderndes Verfahren ausfindig gemacht hat, das Bunsen-Papier, also ein Chlorsilberpapier, in ähnlicher Weise wie die käuflichen Bromsilberpapiere haltbar zu machen.

In anderem Zusammenhange werde ich, gleichfalls im nächsten

Paragraphen, das für pflanzenphysiologische Zwecke sehr vorteilhafte Rhodamin-Papier besprechen, welches fast durch alle Anteile des sichtbaren Spektrums (B bis H und weiter noch durch die ultravioletten Strahlen) geschwärzt wird und innerhalb weiter Grenzen dem Gesetze $Jt = J't'$ Genüge leistet.

Auch Chromatpapiere hat man zu Taglicht- und botanischen Lichtmessungen verwendet. So hat Kreußler[1]) mit Kalibichromatpapier gearbeitet und hat u. a. den Einfluß der Lichtstärke auf die Sauerstoffausscheidung der grünen Pflanze bestimmt. Dieses Papier muß mit Vorsicht angewendet werden, da es, wie Kreußler selbst hervorhebt, auch durch erhöhte Temperatur seine Farbe ändert.

Kißling verwendet auf Eders Vorschlag zu seinen botanischen Lichtmessungen Kaliummonochromatpapier, ein photographisches Papier von sehr geringer Lichtempfindlichkeit, welches in der Art bereitet wird, daß man das Papier durch drei Minuten in einer Lösung von 50 g einfach chromsaurem Kali in 1000 g Wasser untergetaucht hält und im Dunkeln trocknet. Es hat eine sehr geringe Empfindlichkeit und kann mit Vorteil verwendet werden, wenn es sich um langandauernde Lichtwirkungen handelt, z. B. um die Bestimmung von Tageslichtsummen. Da diese Papiere mit der Zeit ihre Lichtempfindlichkeit verändern, so sollen auch sie immer in frisch bereitetem Zustande zu den Lichtmessungen verwendet werden. Die Relation der Lichtempfindlichkeit von Kaliummonochromatpapier zu unserem Normalpapier ist nach Kißling beiläufig 1 : 31, d. h. die Intensitätswerte, welche mit dem Chromatpapier erhalten werden, sind mit 31 zu multiplizieren, wenn sie auf Bunsensche Lichteinheiten gebracht werden sollen[2]).

Bestimmung der Lichtstärke unter Anwendung von lichtempfindlichen Papieren. Die mit unserem Normalpapier erzielten photometrischen Resultate geben, wie schon hervorgehoben wurde, sog. chemische Lichtintensitäten an, d. h. die Stärke des Lichtes von Blau bis Ultraviolett. Mit diesen Papieren sind von mir und zahlreichen anderen Forschern Lichtmessungen zu lichtklimatischen und zu pflanzenphysiologischen Zwecken angestellt worden.

Diese direkte Anzeige der sog. chemischen Lichtstärke hat pflanzenphysiologisch insofern einen nicht geringen Wert, als sie die Lichtstärke jenes Anteils des Spektrums angibt, durch welchen bestimmte physiologische Prozesse in der Pflanze vollzogen werden, insbesondere

---

[1]) Taglichtmessungen usw. (1878).

[2]) Kißling, Einfluß der chemischen Lichtstärke auf die Vegetation (1895) S. 6.

die Formbildungsprozesse (Wachstumregulierung, Heliotropismus etc., während bekanntlich die in der Pflanze vor sich gehenden chemischen Prozesse (insbesondere der wichtigste Prozeß, nämlich die Kohlensäureassimilation, ferner Chlorophyllbildung usw.) durch die sog. chemischen Strahlen nur wenig gefördert werden, diese vielmehr auf die Wirkung der schwach brechenden Strahlen des sichtbaren Sonnenspektrums, insbesondere auf Rot von der Brechbarkeit B—C, zurückzuführen sind. Rücksichtlich dieser Strahlen des schwach brechbaren Anteils des Spektrums leistet meine Methode direkt allerdings nichts. Nichtsdestoweniger läßt innerhalb gewisser Grenzen meine Methode indirekt auch auf die Stärke des Gesamtlichtes näherungsweise einen Schluß zu[1]).

Wenn es sich zunächst um relative Werte handelt, also z. B. um die Ermittelung des relativen Lichtgenusses, so wird man die zu gleichen Zeiten an einem bestimmten Erdpunkt mit dem Normalpapier gewonnenen Resultate unbedenklich als angenähert für die ganze Strahlung geltende Vergleichswerte betrachten dürfen. Wenn z. B. die chemische Intensität des gesamten Tageslichtes 1.225 betragen würde, und ich fände, daß eine Pflanze auf ihrem natürlichen Standort zu gleicher Zeit einer Lichtstärke = 0.245 ausgesetzt ist, so gilt dieses Verhältnis $0.245 : 1.225 = \frac{1}{5}$ nicht nur für chemische Strahlen, sondern, wenigstens sehr angenähert, auch für alle anderen Bezirke des Spektrums. Da die spektrale Zusammensetzung des Lichtes im Laufe des Tages nicht konstant ist, sondern mit dem Sonnenstande sich ändert, so wird man aus der chemischen Lichtintensität auf die Gesamtlichtstärke allerdings nicht unbedingt schließen können. Sieht man aber von niederen Sonnenständen ab, so wird

---

[1]) Der Sinn meiner nunmehr viel benutzten Methode ist von mancher Seite mißverstanden worden, so z. B. von dem hervorragenden Berliner Forscher auf dem Gebiete der Photographie, Prof. H. W. Vogel, welcher auf S. 262 seines Handbuches der Photographie die Methode von Roscoe und mir einfach verwirft und sich über meine Methode folgendermaßen äußert: »Alle aus der Chlorsilbermethode auf das vom Lichte beförderte Wachstum der Pflanze gezogenen Folgerungen sind geradezu falsch, da hier nicht das violette, sondern das rote Licht als hauptsächlich wirksam in Betracht kommt«. Wie unberechtigt dieser auf Mangel an physiologischen Kenntnissen beruhende Ausspruch ist, geht aus der im Texte soeben angeführten Tatsache hervor: gerade das violette und beiderseits benachbarte Licht greift am tiefsten in den Wachstumsprozeß der Pflanze ein. Seine ungerechtfertigte Äußerung wiederholte Prof. Vogel auf dem dritten internationalen chemischen Kongreß in Wien (1898). Aber Prof. J. M. Eder in Wien, bekanntlich eine der hervorragendsten Autoritäten im Bereiche der Photographie und Photometrie hat diesen Angriff abgewehrt, indem er im Sinne der eben vorgebrachten Erläuterung nicht nur auf die Resultate der nach meiner Methode erzielten physiologischen, sondern auch klimatologischen Untersuchungen hinwies. S. Photographische Korrespondenz, Leipzig und Wien 1898, S. 525 ff.

man aus der Anzeige des Normalpapieres angenähert auf Lichtstärkeverhältnisse auch dann schließen dürfen, wenn die Beobachtungen zu verschiedenen Zeiten angestellt werden. Selbstverständlich sind diese Verhältniszahlen — ich betone dies nochmals — nur angenähert richtig. Unsere ganze pflanzenphysiologische Lichtmessung ist aber, wie ich gleichfalls schon mehrfach hervorhob, nur eine angenähert genaue.

Man darf nicht vergessen, daß es ein Fortschritt ist, wenn wir an Stelle der groben Schätzungen der Lichtstärke (s. oben S. 2) nunmehr doch eine Messungsmethode besitzen, die nur zu angenähert richtigen Resultaten führt. Wir sind in derselben Lage, wie der Klimatologe, wenn er die Helligkeiten des Himmels feststellen will. Trotz der Ungenauigkeit der betreffenden Methoden ist man doch zu sehr wichtigen Resultaten gelangt.

Bei der Messung der Taglichtstärke geht man ja in ähnlicher Weise vor. Da es praktisch unausführbar ist, derartige in ausgedehntestem Maße anzustellende Messungen unter Rücksichtnahme auf alle Strahlengattungen, etwa mittels des Bolometers auszuführen, begnügt man sich z. B. bei Benutzung des in ausgedehntester Anwendung stehenden Weberschen Photometers für Taglichtmessungen, einen bestimmten Anteil von Rot und Grün zu messen und hieraus auf die Gesamthelligkeit zu schließen. In einem ähnlichen Falle befindet sich der Pflanzenphysiologe bei Bestimmung des Lichtgenusses mittels des Normalpapieres; er mißt ein anderes Stück des Spektrums (Blau — Violett — Ultraviolett) und schließt aus dem erhaltenen Intensitätswert auf die gesamte Lichtstärke.

Mit großem Vorteil wende ich seit längerer Zeit zu Lichtintensitätsbestimmungen das von A. Andresen erfundene Rhodamin-B-Papier an, welches mit Ausnahme des äußersten Rot, das ganze leuchtende Spektrum photographisch wiedergibt und dessen Empfindlichkeitsmaximum im Gelb gelegen ist. Zur Bestimmung des relativen Lichtgenusses ist es zu verwenden und gibt, soweit die spektrale Zusammensetzung des Lichtes als konstant angenommen werden darf, dieselben Werte des relativen Lichtgenusses wie Bunsens Normalpapier[1]).

[1]) Das Rhodamin-B-Papier ist durch den Handel nicht zu beziehen, weshalb ich die von Andresen herrührende Bereitungsweise hier mitteile. Man badet photographisches Rohpapier fünf Minuten lang in einer Auflösung von 61 g Bromkalium in 1000 g Wasser und trocknet es an der Luft, indem man die einzelnen Stücke vertikal aufhängt. Darauf sensibilisiert man bei rubinrotem Licht durch Schwimmenlassen des trockenen Papieres auf einer 12prozentigen Silbernitratlösung während zwei Minuten. (In diesem Stadium liegt das Maximum der Empfindlichkeit zwischen den Fraunhoferschen Linien F und G.) Hierauf wässert man, ohne das Papier vorher

Sowohl das bekannte Celloidin- als das Rhodaminpapier sind bei zweckmäßiger Aufbewahrung von fast unbegrenzter Haltbarkeit, bieten also einen großen Vorteil gegenüber dem Bunsenschen Normalpapiere, welches gewöhnlich schon nach 16 Stunden nicht mehr zu gebrauchen ist.

Es ist schon oben bemerkt worden, daß J. M. Eder ein Verfahren angegeben hat, um das Bunsensche Papier haltbar zu machen. Jeder, der sich mit photometrischen Untersuchungen, sei es zu lichtklimatischen Studien oder zum Zwecke von Lichtgenußbestimmungen beschäftigt, wird zugeben, daß solche haltbar gemachten Papiere die Arbeit des Beobachters ungemein erleichtern. Dieses Verfahren[1]) besteht darin, daß frisch gesilbertes Papier mehrmals in destilliertem Wasser gewaschen und hierauf in einer Lösung von salpetrigsaurem Kali (1 : 20H_2O) durch fünf Minuten untergetaucht gehalten wird. Schließlich wird dieses Papier getrocknet. Es ist selbstverständlich, daß diese Prozeduren nur in einem Lichte durchgeführt werden können, welches auf Silbersalze nicht wirkt.

Im pflanzenphysiologischen Institute wurden Monate hindurch Vergleiche zwischen der Empfindlichkeit der Original-Normalpapiere und der nach Eders Verfahren haltbar gemachten Papiere vorgenommen, welche lehrten, daß das erstere lichtempfindlicher ist als das letztere und zwar im Verhältnis von etwa 1 : 0.84, ferner daß dieses Verhältnis Monate hindurch — vielleicht noch länger — bei zweckmäßiger Aufbewahrung (dunkel und trocken) sich völlig konstant erhält. Es ist für genauere Untersuchungen notwendig, die Relation des haltbar gemachten Normalpapieres zum Bunsenschen Papier nach Bereitung des ersteren festzustellen.

Nach Ausweis meiner photometrischen Bestimmungen ist für einen bestimmten Ort, nämlich für einen bestimmten Querschnitt der Atmosphäre die spektrale Zusammensetzung des Tageslichtes als konstant anzunehmen; wobei, wie ich ja mehrmals schon anführte,

---

zu trocknen, alle löslichen Salze aus. Die gewässerten Papiere badet man nunmehr während fünf Minuten in einer Lösung aus

200 cm^3 Wasser,

6 g Natriumnitrat,

5 cm^3 einer alkoholischen Lösung von Rhodamin-B im Verhältnis 1 : 200

und trocknet im Dunkeln, indem die einzelnen Stücke in Klammern wiederum vertikal aufgehängt werden. M. Andresen-Berlin, Zur Aktinometrie der Sonne. Photograph. Korrespondenz, Wien 1898.

Auf meine Bitte hatte Herr Dr. M. Andresen die Güte, mir das von ihm selbst dargestellte Rhodamin-B-Papier zu senden. Ein Vergleich mit dem im pflanzenphysiol. Institute von Dr. Jenčič dargestellten lehrte, daß unser Papier mit dem Original die vollkommen gleiche Empfindlichkeit hatte.

[1]) Eder und Valenta, Beiträge zur Photochemie II. (1904) S. 30.

Fehler bis zu ± 4 Prozent, ja bis zu 10 Prozent eingeräumt werden; für niedere Sonnenstände sind die Fehler größer. Bei Beobachtungen, welche den Zweck haben, den Lichgenuß der Pflanze zu ermitteln, wird man es also zu vermeiden haben, die Intensitätsbestimmungen bei niederen Sonnenständen auszuführen.

Wenn ich die durch niedere Sonnenhöhen bestimmte Himmelsbeleuchtung vermeide und die Messung der Tageshelligkeit mit Bunsenschen und Rhodaminpapieren vornehme, so bekomme ich die gleichen Verhältnisse der Lichtstärke. Ich erhalte beispielsweise dieselben Werte für den relativen Lichtgenuß, ob ich mit Bunsen- oder Rhodaminpapieren operiert habe. Auch wenn ich das Verhältnis des diffusen Ober- zum diffusen Vorderlichte mit diesen beiden Papieren prüfe, bekomme ich, bei Ausschluß niederer Sonnenhöhen, die gleichen Proportionalwerte.

Ich muß aber hier noch auf einen Mangel meiner Methode aufmerksam machen, welcher durch spätere Beobachtungen wohl zu korrigieren sein wird. Was ich bisher über die Ableitung der Lichtstärke aus der Anzeige der Wirksamkeit eines Spektralteiles vorgebracht habe, bezieht sich theoretisch nur auf einen bestimmten Erdpunkt und wird im großen ganzen angenähert, also für eine bestimmte Seehöhe, Geltung behalten, wobei natürlich immer niedere Sonnenstände bei den Bestimmungen ausgeschlossen sind.

Mit Änderung der Seehöhe muß theoretisch die spektrale Zusammensetzung der Atmosphäre sich ändern, da die Absorption der Strahlengattungen in verschiedenen Höhen eine verschiedene ist. (S. § 14 des nächsten Abschnittes.)

Nach einigen von mir vorgenommenen vergleichenden Untersuchungen scheint innerhalb jener Seehöhen, auf welchen in mittleren Breiten die Baumvegetation zu verschwinden beginnt, die Veränderung der spektralen Zusammensetzung des Lichtes doch noch so wenig auszutragen, daß man nur in geringem Grade die oben genannte Fehlergrenze überschreitet, wenn man in verschiedenen Seehöhen ermittelte photometrische Werte untereinander vergleicht. In größeren Seehöhen habe ich bis jetzt keine vergleichenden Versuche anzustellen Gelegenheit gehabt.

Da aber in Höhen von 1000 m und darüber tatsächlich eine nicht unbeträchtliche Zunahme der Intensität des ultravioletten Lichtes stattfindet, wie die Untersuchungen von Elster und Geitel[1]) gelehrt haben, so wird man in der Folge, wenn Lichtverhältnisse höherer Standorte mit solchen von niederer Seehöhe zu vergleichen sind, mit

[1]) Absorption des ultravioletten Lichtes in der Atmosphäre (1892).

Vorsicht vorzugehen haben. Es wird sich später empfehlen, solche Vergleiche lieber mit Rhodamin- als mit Bunsen-Papier auszuführen, da offenbar die durch die Höhendifferenz bedingten Fehler bei Anwendung des ersteren kleiner ausfallen müssen. Genauere Resultate würde man erhalten, wenn bestimmte Spektralbezirke z. B. Rot B-C. usw. rücksichtlich ihrer Intensität in verschiedenen Höhen verglichen werden würden, wobei man sich fester Farbenfilter bedienen könnte. Handelt es sich aber nicht um Vergleiche der Stärke des Gesamtlichtes, sondern um den Vergleich der Stärke der starkbrechbaren Strahlen des Spektrums in verschiedenen Höhen, zu verschiedenen Zeiten usw. dann können die mit Bunsen-Papier erhaltenen Werte ohne weiteres untereinander verglichen werden.

Trotz der hier dargelegten Unvollkommenheiten meiner Methoden der Lichtstärkemessung haben dieselben doch, wie die späteren Abschnitte lehren werden, zu vielen in pflanzengeographischer und biologischer Beziehung brauchbaren Resultaten geführt wie andere mit ähnlichen Mängeln behaftete Methoden z. B. der Meteorologie und Klimatologie.

Schließlich möchte ich noch darauf aufmerksam machen, daß es gelingt, aus den photometrischen Messungen unter Zuhilfenahme bestimmter bereits festgestellter klimatologischer Daten die Intensität der Strahlen in einheitlichem Maß, nämlich in Kalorien, auszudrücken und zahlenmäßig auf den Lichtgenuß anzuwenden.

Es hat der Führer auf dem Gebiete der Klimatologie, J. Hann, den Versuch gemacht, aus meinen photometrischen Bestimmungen in der angedeuteten Weise den Lichtgenuß einer bestimmten Pflanze in Kalorien rechnungsmäßig auszudrücken.

Diese Berechnung bezieht sich auf *Poa annua*, welche ich anfangs März (1892, 1893, 1895) in Wien und (1894) in Kairo beobachtet habe. Das (mittlere) Minimum des Lichtgenusses für diese Pflanze ist in der genannten Zeit in Wien $\frac{1}{3}$, in Kairo $\frac{1}{11}$. Zur Zeit, wenn in Wien derselbe mittägliche Sonnenstand erreicht ist, wie in Kairo anfangs März d. i. Mitte April, ist in Wien für diese Pflanze das (mittlere) Lichtgenußminimum $= \frac{1}{7}$.

Geht man von den von Angot mit den Transmissionskoëffizienten 0.7 für die verschiedenen Breitegrade und Jahreszeiten berechneten relativen Werten der täglichen Wärmestrahlung aus, so erhält man durch graphische Interpolation und Reduktion auf die Solarkonstante Langleys (d. i. 3 Kalorien pro cm^2 und Minute): Wärmemenge, welche die Sonne an einem ganz heiteren Tage anfangs März der Erde in der Breite von Kairo zusendet, 586 (kleine) Kalorien, gleichzeitig in der Breite von Wien 326 Kalorien. Für die Mitte April ist diese Wärmemenge unter 48° N. B. 676 Kolorien.

Es ist somit für *Poa annua*

Anfangs März, Kairo, Minimum des Lichtgenusses = 53.2 Kal.
„ „ Wien, „ „ „ = 108.6 „
Mitte April, „ „ „ „ = 92.2 „

Wie man sieht, lehrt diese Berechnung, daß in Wien zu der Zeit, in welcher der mittägliche Sonnenstand dem von Kairo gleicht, wegen der gleichzeitig in Wien herrschenden relativ niedrigeren Temperatur daselbst eine größere Lichtintensität zum Gedeihen der *Poa annua* erforderlich ist, als in Kairo[1]).

Von Wichtigkeit wäre es, die Beleuchtungsverhältnisse submers im Meere oder in Binnengewässern lebender Pflanzen messend zu verfolgen. Dabei würde es sich zunächst darum handeln, die Lichtintensität in verschiedenen Tiefen des Meeres und der Binnengewässer unter Berücksichtigung der äußeren Beleuchtungsverhältnisse zu bestimmen.

Im Anschluß an meine Methode hat Ludwig Linsbauer[2]) ein Verfahren ersonnen und praktisch ausgeführt, welches ermöglicht, die chemische Intensität des Lichtes in verschiedenen Tiefen des Wassers zu ermitteln. Das lichtempfindliche Papier befindet sich unter einer dünnen Glasplatte, im übrigen unter wasserdichtem Verschluß. Die Lichtmessung erfolgt nach der oben erörterten indirekten Methode.

Ludwig Linsbauer hat zahlreiche Lichtmessungen in Binnenseen nach seinem Verfahren ausgeführt. Als Beispiel führe ich die folgende Versuchsreihe an.

Ende Juli wurde zwischen 4—5^{h}p bei S_3B_5[3]) im Traunsee (Oberösterreich) das äußere Licht mit dem im Wasser in verschiedenen Tiefen herrschenden, rücksichtlich der chemischen Intensität, verglichen.

Tiefe	Lichtstärke	Stärke des durchgelassenen Lichtes
0	1	100
0.5 m	$\frac{1}{3.4}$	29
1	$\frac{1}{5.2}$	19
2	$\frac{1}{20.3}$	4.9
3	$\frac{1}{32.9}$	3

[1]) Wiesner, Lichtgenuß der Vegetation von Wien, Kairo und Buitenzorg (Java) (1895). Hann, Klimatologie (1897) S. 41.

[2]) Photometrische Untersuchungen über Beleuchtungsverhältnisse im Wasser (1905). Daselbst die Beschreibung und die Abbildungen der zur Lichtmessung unter Wasser dienenden Apparate.

[3]) Die Erklärung dieser Zeichen findet sich im nächsten Abschnitte.

Tiefe	Lichtstärke	Stärke des durchgelassenen Lichtes
5 m	$\frac{1}{69}$	1.4
10	$\frac{1}{69}$	1.4

Einige die Methode der Lichtmessung betreffende Erweiterungen, insbesondere die Lichtintensitätsbestimmungen bei begrenzter Sichtbarkeit des Himmels, werden an passender Stelle in den beiden folgenden Abschnitten zur Sprache gebracht werden. Zur Darlegung dieser speziellen Methoden sind Einsichten erforderlich, welche erst nach Vorführung der Eigentümlichkeiten des Tageslichtes und der durch dasselbe bedingten Beleuchtung der Pflanze zu gewinnen sind.

Zweiter Abschnitt.

Das Tageslicht.

Über der Atmosphäre erfolgt die Beleuchtung ausschließlich durch die direkte Strahlung der Sonne. Ohne Atmosphäre gäbe es keine andere als die eben genannte Beleuchtungsart der Erdoberfläche. Wäre keine Atmosphäre vorhanden, so unterläge die Erde ausschließlich dem mathematischen oder dem solaren Klima; Beleuchtung und Erwärmung der Erdoberfläche wären ausschließlich vom Sonnenstande abhängig und die Stärke der Beleuchtung und Erwärmung ließen sich aus der Sonnenhöhe für jeden Erdpunkt berechnen.

Erst die Atmosphäre schafft also das unsere Erde beherrschende, das reale oder physische Klima, welches Hann präzise »als den durchschnittlichen Ablauf der Witterungserscheinungen oder als den mittleren Zustand der Atmosphäre an den verschiedensten Punkten der Erdoberfläche in ihren Beziehungen zum organischen Leben« definiert[1].

Wärme und Licht zählen zu den wichtigsten klimatischen Faktoren. Wie schon früher erwähnt, läßt sich die Temperaturverteilung und der Gang der täglichen und jährlichen Temperatur nicht rechnungsmäßig aus dem Sonnenstande ableiten, sondern kann nur durch Temperaturbeobachtungen festgestellt werden. Das Wärmeklima unseres Planeten muß somit empirisch bestimmt werden. Ähnlich so verhält es sich mit dem Lichtklima, d. i. mit den Verhältnissen der Beleuchtung auf den verschiedenen Erdpunkten und mit dem täglichen und jährlichen Gang der Lichtstärke. Auch diese Verhältnisse können nur auf Grund von Beobachtungen ermittelt werden. Das Lichtklima der Erde ist aber wegen noch ungenügender direkter Beobachtungen noch lange nicht so genau als das Wärmeklima gekannt.

Nur insoweit als es zum Verständnis des Lichtgenusses der Pflanze erforderlich erscheint, soll hier auf das Lichtklima eingegangen werden,

[1]) Hann, Lehrbuch der Meteorologie (1901) S. 1.

wobei hauptsächlich auf den Wechsel der Stärke des Tageslichtes je nach der Sonnenhöhe, je nach der geographischen Breite und Seehöhe Rücksicht zu nehmen sein wird.

1. Direktes Sonnenlicht. Zerstreutes Licht (Himmelslicht). Gemischtes Sonnenlicht.

Das die Tagesbeleuchtung bedingende Licht, das Tageslicht, ist Sonnenlicht, welches aber, wie schon angedeutet, durch die Atmosphäre in weitgehender Weise verändert wird. Nur ein Teil des in die Atmosphäre eintretenden Sonnenlichtes gelangt als solches auf die Erdoberfläche. Wir werden es in der Folge als direktes Sonnenlicht bezeichen. Ein anderer Teil wird durch in der Luft befindliche Partikel (Staubteilchen, kleinste Wassertröpfchen usw.) zerstreut, der Rest wird absorbiert und verschwindet als Licht. Durch Zerstreuung (diffuse Reflexion) entsteht das diffuse oder zerstreute Licht.

Infolge der diffusen Reflexion des Sonnenlichtes wird die Atmosphäre selbstleuchtend; es entsteht die Himmelsbeleuchtung, welche, wie wir sehen werden, für das Pflanzenleben von höchster Bedeutung ist.

Wir haben somit gewissermaßen zwei die Tagesbeleuchtung bedingende Lichtquellen zu unterscheiden: die direkte Sonnenstrahlung und die leuchtende Atmosphäre oder das Himmelslicht. Letzteren Ausdruck nehmen wir hier im weiteren Sinne, verstehen also darunter die Lichtstrahlung des Himmels, ob derselbe von Wolken bedeckt ist oder nicht.

Steht die Sonne frei am Himmel, so werden die von ihren Strahlen getroffenen Gegenstände grell beleuchtet, dieselben befinden sich, wie man sich ausdrückt, im Sonnenschein. Ist während des Tages die Sonne am Himmel nicht sichtbar, ist sie nämlich von Wolken bedeckt oder in Nebel gehüllt, so sind die Gegenstände weniger stark beleuchtet, sie empfangen nur jenes Licht, welches vom Himmel auf die Erde niederstrahlt. Diese Gegenstände stehen nicht im direkten Sonnenlichte, sondern im zerstreuten oder diffusen Tageslichte. Bestrahlt die Sonne einen undurchsichtigen Körper, so befindet sich derselbe auf der Sonnenseite im Sonnenschein, auf der entgegengesetzten im Schatten. Das Schattenlicht ist ausschließlich diffuses Licht, aber die im Sonnenschein befindlichen Objekte stehen, wie später noch genauer nachzuweisen sein wird, unter dem Einflusse eines gemischten Lichtes, nämlich eines Gemenges von direktem (parallelen) Sonnenlicht und diffusem Lichte. Wir wollen dieses Gemenge in der Folge als gemischtes Sonnenlicht bezeichnen.

Die Pflanze kann sich bei Tage niemals dem Einflusse des diffusen Lichtes entziehen; es wirkt dasselbe auf die Pflanze schon ein, bevor die Sonne aufgegangen, und noch ein, nachdem sie untergegangen ist, es fließt ihr bei Sonnenschein, in der Sonne und im Schatten zu und auch immer, wenn die Sonne von Wolken bedeckt oder in Nebel gehüllt ist. Die Pflanze steht ferner in der Natur niemals unter der ausschließlichen Wirkung des direkten Sonnenlichtes. Nur im Experimente ist man imstande, ausschließlich direktes Sonnenlicht auf die Pflanze einwirken zu lassen[1]).

Die Pflanze befindet sich somit in der Natur im großen Ganzen betrachtet, mehr unter dem Einflusse des diffusen als des direkten Sonnenlichtes, so daß man in betreff der natürlichen Beleuchtung der Pflanze, wie schon in der Einleitung betont wurde, sagen darf: die Sonne ist in ihrer Beziehung zur Pflanze mehr dazu da, um den Himmel zu beleuchten und dadurch ein gleichmäßiges, mildes, ihr zusagendes Licht zu schaffen, als durch ihre direkten Strahlen auf sie zu wirken. Die Pflanze hat sich zahlreiche Mittel geschaffen, um starkes direktes Sonnenlicht abzuwehren. Es gibt indes, wie wir sehen werden, zahlreiche Gewächse, welche auch im gemischten Lichte fortkommen und nicht wenige, welche nur in diesem gedeihen. Solche Pflanzen stehen, wie wir gesehen haben, teils unter dem Einflusse des diffusen teils des direkten Lichtes. Es wird deshalb erforderlich sein, neben der Intensität des Gesamtlichtes auch den Anteil an diesen beiden Lichtarten festzustellen. Im vorigen Abschnitt ist auch bereits eine Methode angegeben worden, welche es gestattet, diese Anteile mit für pflanzenphysiologische Zwecke ausreichender Genauigkeit zahlenmäßig festzustellen. —

Die Beleuchtung der Erdoberfläche ist von der Himmels- und Sonnenbedeckung abhängig. Der Grad der Sonnen- und Himmelsbedeckung wird im nachstehenden folgendermaßen charakterisiert werden. S_0 bedeutet, daß der Ort, an welchem die Sonne am Himmel steht, nicht erkennbar ist, S_1 heißt, daß die Sonne am Himmel nur als heller Schein, S_2, daß sie als helle Scheibe zu sehen ist. S_3: Sonne nur leicht umflort, S_4, Sonne völlig unbedeckt[2]). — B_0 — B_{10} entsprechen den in der Meteorologie üblichen Bezeichnungen. Es bedeutet also B_0 völlig unbedeckter Himmel. B_1, B_2 . . . . B_{10} heißt, daß der Himmel zu $\frac{1}{10}$, $\frac{2}{10}$ . . . . völlig mit Wolken bedeckt ist.

---

[1]) Über die Bodenbeleuchtung des Waldes durch »Sonnenbilder« s. den Anhang des vierten Abschnittes.

[2]) Wiesner, Photochem. Klima von Wien usw. (1896) S. 93.

2. Himmelsblau.

Wenn der Himmel nicht mit Wolken bedeckt ist, so erscheint er blau. Dieses Himmelsblau ist auf diffuses vom Himmel reflektiertes Licht zurückzuführen. Mit zunehmender Seehöhe wird das Himmelsblau immer dunkler und über der Atmosphäre muß der Himmel schwarz erscheinen, da dort keine Lichtzerstreuung mehr stattfindet. Mit zunehmendem Gehalt an Wassertröpfchen in der Luft geht die Farbe des Himmels ins Weißliche und dann ins Graue über.

Über die Ursache der spezifischen blauen Farbe des Himmels sind verschiedene Ansichten geäußert worden. Die herrschende Auffassung stützt sich auf Lord Rayleighs Theorie. Hann[1]) sagt hierüber: »Das Himmelsblau wird durch die kleinsten in der Atmosphäre suspendierten Teilchen erzeugt, welche das blaue Licht am kräftigsten zerstreuen und wieder reflektieren und so den Lichteindruck der Himmelsbläue erzeugen. Je größer die Zahl dieser Teilchen, desto reiner wird das Himmelsblau und desto reicher an Blau wird das Himmelslicht. Auf sehr hohen Bergen wird das Blau mehr gemischt mit dem dunkeln Hintergrund des leeren Raumes, der Himmel wird an ganz klaren Tagen immer schwärzer mit der Höhe. Die Beimengung größerer Wassertröpfchen und Stäubchen macht das Blau bei hoher Sonne weißlicher und trüber, bei tiefer Sonne mehr mit Gelb und Rot gemischt. Das durchgelassene Licht wird immer reicher an gelben und roten Strahlen, je tiefer die Sonne sinkt.«

Man hat die Himmelsfarbe in Zusammenhang mit der grünen Farbe der Vegetation zu bringen versucht, auf welchen Gegenstand in einem späterem Abschnitt eingegangen werden soll. Welche Bedeutung das Himmelslicht für das Pflanzenleben hat, ist oben schon in Kürze hervorgehoben worden.

3. Abhängigkeit der Lichtstärke von der Richtung der Lichtstrahlen.

Die von der Sonne direkt ausgehenden Strahlen sind untereinander parallel, wie die Schattenbildung lehrt. Der Schatten eines von der Sonne beschienenen Stabes gibt uns diese eine Richtung der direkten Sonnenstrahlung zu erkennen. Hingegen kommen die Strahlen des zerstreuten oder diffusen Lichtes von unendlich vielen Seiten.

Daß das diffuse Tageslicht nicht aus parallelen Strahlen, welche senkrecht von der Himmelsfläche auf die Erde reflektiert angenommen

---

[1]) l. c. S. 13.

werden müßten, sondern aus Strahlen besteht, die aus den verschiedensten Richtungen kommen, läßt sich auf folgende Weise zeigen. Nimmt man einen innen geschwärzten Hohlzylinder und befestigt man auf dem Grunde ein Stück Normalpapier, welches man vom diffusen Himmelslichte solange bestrahlen läßt, als wie ein freiliegendes Normalpapier, so findet man, daß ersteres weniger stark geschwärzt ist als letzteres. Würde das diffuse Himmelslicht nur nach einer Richtung strahlen, nämlich von der Himmelsfläche senkrecht nach abwärts, so müßte die Schwärzung der beiden Papiere dieselben sein.

Es wird, namentlich für spätere Betrachtungen zweckmäßig sein, einen konkreten Fall näher zu betrachten. Ich nehme zur Durchführung des Versuches einen gleichseitigen Hohlzylinder, dessen Höhe also dem Durchmesser gleichkommt. In diesen gleichseitigen Hohlzylinder strahlt ein Kugelausschnitt ein, welcher einem Stück des Himmelsgewölbes entspricht, und zwar ist die zugehörige Kalotte, wie die Rechnung lehrt, in unserm speziellen Falle etwa $\frac{1}{9}$, wenn man die Oberflächen des Himmels gleich 1 setzt. Da nun in den Zylinder $\frac{1}{9}$ des Himmels einstrahlt, so wäre man geneigt, anzunehmen, daß der Punkt a in dem gleichseitigen Zylinder ein Licht von dem neunten Teil der Stärke des Gesamtlichtes bekommt. Die Beobachtung lehrt aber, daß die Lichtstärke im Innern des Zylinders, in dessen Mitte gemessen, bedeutend größer ist, nämlich etwa $\frac{1}{3}$ des Gesamtlichtes beträgt.

Ich möchte hier gleich eine in praktischer Beziehung nicht unwichtige Bemerkung einschalten. Es wird nach dem Mitgeteilten verständlich sein, daß auf einem Platz, dessen Länge und Breite gleich sind und welcher von Gebäuden umgeben ist, deren Höhe der Breite des Platzes entspricht, beiläufig so viel Licht vom Himmel niederstrahlen wird, als auf den Grund eines gleichseitigen Zylinders, also etwa soviel, als vom oberen Neuntel des Himmels kommt. Die Rechnung lehrt, daß in diesen würfelförmigen Raum etwas mehr Licht als in den gleichseitigen Zylinder eindringt. Die Mitte des genannten Platzes wird nämlich durch eine Himmelsfläche beschienen, welche etwa $\frac{1}{8}$ des Himmelsgewölbes beträgt. Aber die Menge des diffusen Lichtes, welches diesen Platz bestrahlt, ist viel größer, beträgt nämlich im Durchschnitte etwa $\frac{1}{3}$.

Die Basis des obengenannten gleichseitigen Zylinders erscheint bei Beleuchtung durch das diffuse Licht des Himmels gleichmäßig bestrahlt. Aber es ist dies nicht vollkommen richtig. Bedeckt man die Basis im gleichseitigen Hohlzylinder gänzlich mit Normalpapier, so wird man nach der Einwirkung des Lichtes, den Rand etwas weniger stark als die Mitte geschwärzt finden. Die Differenz ist

aber so gering, daß sie sich nur schwer ermitteln läßt[1]). Indes zeigt der Strahlengang, daß der Rand tatsächlich anders als die Mitte beleuchtet ist, wie Fig. 3 lehrt. Der Unterschied wird erst deutlicher, wenn man einen flachen Zylinder wählt, in welchen $\frac{1}{2}$ des Himmels einstrahlt. Hier sieht man schon ohne jede Messung, daß der Rand der Basis schwächer beleuchtet ist als die Mitte. Wenn man also Hohlzylinder benutzt, um im Tageslichte zu prüfen, ob sie dem Gesetz $Jt = J't'$ Genüge leisten (s. oben S. 11 und weiter unten) so wird man nicht irgendwelche beliebige Stellen der sich schwärzenden Papiere zu den vergleichenden Beobachtungen heranziehen, sondern immer nur jene Partie, welche der Mitte der Basis des Hohlzylinders entspricht.

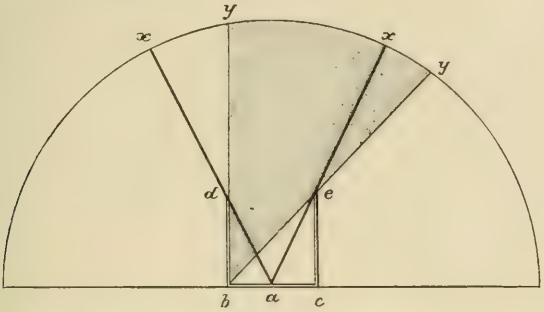

Fig. 3. Einstrahlung des Tageslichtes in einen gleichseitigen Zylinder $dbce$ (Höhe db = Durchmesser bc). Der Punkt a ist durch den Lichtkegel xax, der Punkt b durch den Lichtkegel yby beleuchtet.

Die Grundfläche des gleichseitigen Zylinders ist also bei Beleuchtung von oben durch diffuses Himmelslicht nicht gleichmäßig bestrahlt. Diese Ungleichmäßigkeit hat zweierlei Gründe: es nimmt die einfallende Lichtmenge vom Mittelpunkt der Grundfläche gegen den Rand hin ab, und die Intensität der Strahlen des vom Himmel kommenden diffusen Lichtes wird vom Zenith gegen den Horizont geringer.

In welchem Verhältnis die Abnahme der Lichtstärke des diffusen Lichtes zur Richtung der Strahlen steht, läßt sich derzeit wohl kaum

[1]) Am 27. November 1906 wurde um 12^h a. m. bei nahezu bedecktem Himmel ($B_9 S_1$), die Gesamtintensität des Tageslichtes = 0.149 gefunden. Im gleichseitigen Zylinder betrug die Intensität in der Mitte der Basis 0.046, in der Peripherie 0.044. Die Differenz betrug also bloß 0.002.

Beträchtlicher sind schon die Differenzen, wenn man mit einem Zylinder operiert, dessen Kalotte $\frac{1}{3}$ oder gar $\frac{1}{2}$ beträgt. Im ersteren Falle wurden genau zur selben Zeit die Werte 0.115 und 0.108 bez. 0.138 und 0.113 beobachtet. Die Differenzen betrugen hier bereits 0.007 bez. 0.025. Aus den beobachteten Werten läßt sich auch das Verhältnis der Beleuchtung von Rand und Mitte leicht berechnen.

anders als empirisch bestimmen. Ich habe zum Zwecke meiner Lichtgenußstudien verschiedene Versuchsreihen durchgeführt, hauptsächlich in der Absicht, um die Abnahme der Stärke des diffusen Lichtes in der Richtung vom Zenith abwärts kennen zu lernen. Zur möglichsten Vereinfachung des Problems richtete ich die Versuche so ein, daß ich von der direkten Strahlung unabhängig war, indem ich zu den Versuchen bloß den Nordhimmel wählte[1]).

Durch diese Versuche sollten Anhaltspunkte gewonnen werden, um den Zusammenhang der Lage der Organe zur diffusen Beleuchtung, ferner um die Wirkungsweise des diffusen Lichtes beim Eindringen in offene Räume, z. B. der Laubkrone, in von Bergen umschlossene Täler, in bepflanzte, von Häusern abgeschlossene Plätze, Höfe, Straßenzüge richtig beurteilen zu können.

Zunächst benutzte ich geschwärzte Hohlzylinder, in welche bestimmte Anteile des Himmels einstrahlten. Es lassen sich die Dimensionen von Hohlzylindern leicht berechnen, in welche bestimmte Anteile des Himmels — räumlich genommen — einstrahlen. Die Relation von Halbmesser, Höhe des Zylinders und der Kalotte, welche in den Hohlzylinder einstrahlt, die Himmelsoberfläche = 1 gesetzt, ist durch folgenden Ausdruck gegeben:

$$h = \frac{r(k-1)}{\sqrt{2k-1}},$$

wobei h die Höhe, r den Halbmesser des Zylinders und k den reziproken Wert der Kalotte bezeichnet. Ist also beispielsweise $k = 3$, so heißt dies, daß in den Zylinder $\frac{1}{3}$ des Himmels einstrahlt.

Es wird sich später herausstellen, daß diese Zylinder auch benutzt werden können, um zu prüfen, ob ein fragliches, z. B. ein käufliches photographisches Papier zu Lichtgenußbestimmungen verwendet werden darf, ob es nämlich dem Gesetze $Jt = J't'$ Genüge leistet. Es dürfte deshalb nicht überflüssig sein, die Maße einiger Zylinder anzugeben, in welche eine bestimmte Kalotte des Himmels einstrahlt.

I.

Größe der Kalotte	Höhe des Zylinders	Durchmesser des Zylinders
$\frac{1}{2}$	0.289	1
$\frac{1}{3}$	0.447	1

[1]) Bei Berücksichtigung der direkten Strahlung komplizieren sich die, wie es scheint, noch nicht völlig geklärten Verhältnisse. Vgl. W. Schramm, Verteilung des Lichtes in der Atmosphäre, Kiel (1901) wo auch (S. 51) auf die Untersuchungen Wieners über diesen Gegenstand hingewiesen wird.

Größe der Kalotte	Höhe des Zylinders	Durchmesser des Zylinders
$\frac{1}{9.47}$ (gleichseitiger Zylinder)	1.000	1
$\frac{1}{10}$	1.032	1
$\frac{1}{20}$	1.521	1
$\frac{1}{100}$	3.509	1
$\frac{1}{1000}$	11.172	1

Ich führe hier zunächst eine Versuchsreihe an, welche am 3. April um 12^h m bei $S_1 B_8$ und einer Intensität des Gesamtlichtes = 0.225 ausgeführt wurde.

2.

Größe der Kalotte	Lichtintensität im Verhältnis zum Gesamtlicht	Anmerkungen
$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{1.10}$	
$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{1.29}$	
$\frac{1}{9.4}$	$\frac{1}{3.04}$	Gleichseitiger Zylinder
$\frac{1}{10}$	$\frac{1}{3.12}$	
$\frac{1}{100}$	$\frac{1}{16.23}$	
$\frac{1}{1000}$	$\frac{1}{43.55}$	

Mit diesen Zylindern wurden in allen Monaten des Jahres, zu verschiedenen Tagesstunden Lichtmessungen ausgeführt, deren Resultate ich hier summarisch zusammenstelle.

3.

Größe der Kalotte	Lichtintensität im Verhältnis zum Gesamtlicht	Mittel	Anmerkungen
$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{1.08} - \frac{1}{1.15}$	$\frac{1}{1.10}$	
$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{1.20} - \frac{1}{1.39}$	$\frac{1}{1.28}$	
$\frac{1}{9.4}$	$\frac{1}{2.56} - \frac{1}{3.95}$	$\frac{1}{3.00}$	Gleichseitiger Zylinder
$\frac{1}{100}$	$\frac{1}{9.23} - \frac{1}{16.88}$	$\frac{1}{13.28}$	
$\frac{1}{1000}$	$\frac{1}{31.02} - \frac{1}{48.23}$	$\frac{1}{42.05}$	

Die Abhängigkeit der Schwankungen bei einem und demselben Zylinder von der Beleuchtung konnte nicht genau verfolgt werden, doch ergaben zahlreiche, insbesondere mit dem gleichseitigen Zylinder angestellte Versuche, daß die Lichtstärke im Innern der Zylinder im Vergleich zum äußern Lichte bis zu einer bestimmten Grenze mit der Abnahme der äußern Lichtstärke wächst, so daß bei S_0 relativ mehr Licht in den Zylinder einstrahlt, als bei S_3 oder S_4.

Ich gehe nun zur Diskussion der vorgeführten Beobachtungen über. Vor allem lehrt jede der einzelnen Relationen zwischen Größe der Kalotte und Stärke des eingestrahlten Lichtes, daß vom Zenith nach abwärts die Lichtstärke abnimmt. Bedeutet J die mittlere spezifische Helligkeit des ganzen Himmels und i die mittlere spezifische Helligkeit der in den Zylinder strahlenden Kalotte, so ist an der Basis derselben die Beleuchtung B durch die Kalotte: $B = i \cdot K$, wenn K die Größe der Kalotte bedeutet, und die Beleuchtung B_0 durch den Gesamthimmel: $B_0 = J \cdot 1$. Das Verhältnis $\frac{B}{B_0}$ ergibt der Versuch für den gleichseitigen Zylinder $= \frac{1}{3}$; somit, da $K = \frac{1}{9.4}$, ist $\frac{i}{9.4} = \frac{J}{3}$, oder $i = 3.13\ J$.

In analoger Weise sind in nachstehender Tabelle die mittleren, an der Basis der Hohlzylinder zur Wirkung kommenden Lichtstärken nach den Mittelwerten der Tabelle 3 berechnet.

4.

1 (ganzer Himmel)		$= 1$
$\frac{1}{2}$	$2 \times \frac{1}{1.10}$	$= 1.18$
$\frac{1}{3}$	$3 \times \frac{1}{1.28}$	$= 2.34$
$\frac{1}{9.4}$ (gleichseitiger Zylinder)	$9.4 \times \frac{1}{3}$	$= 3.13$
$\frac{1}{100}$	$100 \times \frac{1}{13.28}$	$= 7.77$
$\frac{1}{1000}$	$1000 \times \frac{1}{42.05}$	$= 23.54$

Ich führe nunmehr eine Versuchsanstellung vor, welche ermöglicht, die Stärke des diffusen Lichtes bei verschiedener Neigung der das Licht auffangenden Flächen zu bestimmen und ferner, um zu finden, wie groß die Lichtstärke ist, wenn nur senkrecht auffallende Anteile des diffusen Lichtes diese Flächen treffen. Diese Feststellungen sind in physiologischer Beziehung von Wichtigkeit, weil

sie uns lehren, wie verschieden das diffuse Licht auf verschieden geneigte Blattflächen wirkt, und zeigen, wie stark jener Lichtanteil ist, welcher bei zahllosen Gewächsen die Blätter zwingt, sich so im Raume zu orientieren, daß sie senkrecht auf das stärkste ihm zufließende Licht zu stehen kommen. Wir werden derartige Blätter im dritten Abschnitt als euphotometrische kennen lernen.

Auf den Bogen eines Quadranten (Fig. 4) wird ein Streifen vom Normalpapier unter den entsprechenden Vorsichten aufgespannt und dem Lichte des Nordhimmels ausgesetzt. Der Streifen wurde vorher in Abständen von $\frac{1}{9}$ des Viertelkreises geteilt, so daß das Licht auf Flächenstücke fällt, welche je 10 Bogengrade umfassen. Es wurden, nachdem das Licht genügend lange eingewirkt hat, nach der Methode der indirekten Bestimmung die Lichtstärken ermittelt, welche auf die einzelnen Flächenstücke einwirkten.

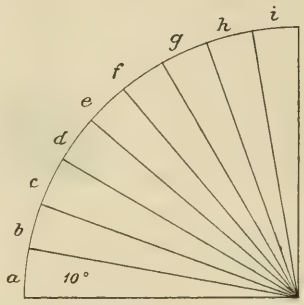

Fig. 4. Schema des Quadranten, dessen Bogen mit Normalpapier belegt ist, auf dessen Teilen (*a*, *b*, *c*—*i*) jene Färbungen entstehen, aus welchen die der Neigung gegen den Horizont entsprechenden Lichtstärken abgeleitet werden.

Ich führe eine der Versuchsreihen vor und drücke die Lichtstärke, welche auf den einzelnen Flächenstücken nachweisbar war, derart aus, daß ich die geringste beobachtete Intensität = 1 setzte. Es ist dies jenes nahezu vertikal stehende Flächenstück *a*, welches mit der Horizontalen einen Winkel von 1—10° einschließt.

Flächenstücke	Intensität
a (0—10°)	1
b (10—20°)	1.08
c (20—30°)	1.19
d (30—40°)	1.30
e (40—50°)	1.42
f (50—60°)	1.59
g (60—70°)	1.71
h (70—80°)	1.80
i (80—90°)	1.90

Aus dieser Zusammenstellung ist zu ersehen, daß die einzelnen Flächenstücke desto stärker beleuchtet sind, je mehr sie sich der horizontalen Lage nähern. Das nahezu horizontale Flächenstück (*i*) ist in unserem Falle nahezu zweimal so stark als das nahezu vertikale (*a*) beleuchtet.

Um nun die Stärke des jeweils senkrecht vom Himmel strahlenden Anteils des diffusen Lichtes zu ermitteln, bediene ich mich des beistehend abgebildeten Apparates. Es ist ein Quadrant, welcher durch radial gestellte (matt geschwärzte) Platten in 9 radial gestellte Räume geteilt ist, welche um je 10° voneinander abstehen. In jeden dieser Räume paßt ein Keil, welcher auf seiner Stirnseite mit Normalpapier überzogen wird. Die Keile sind so beschaffen und werden so eingefügt, daß jede Stirnfläche im dritten Teile jeder Platte zu liegen kommt, wie aus der Figur 5 zu ersehen ist. Das zwischen den Platten einstrahlende Licht besteht nahezu aus untereinander parallelen Strahlen, welche etwa senkrecht zur Himmelsfläche stehen.

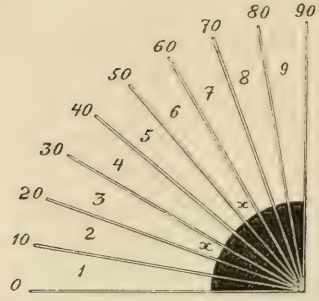

Fig. 5. Durchschnitt durch den gefächerten Quadranten in 1/6 der wahren Größe. Die Normalpapiere sind auf den Stirnflächen (*x*) der Keile befestigt. Die Länge der Keile entspricht dem dritten Teile der Länge der Fächer (1, 2, 3—9).

Der nachstehend mitgeteilte Versuch wurde genau zur selben Zeit ausgeführt, wie der vorhergehende. Man kann durch den Vergleich ersehen, wie groß die Stärke des senkrecht einfallenden Anteils des diffusen Lichtes zur Stärke des ganzen auffallenden diffusen Lichtes ist. Auch in der nachstehend mitgeteilten Versuchsreihe wird die kleinste beobachtete Lichtstärke = 1 gesetzt.

Räume, in welche das diffuse Licht nahezu senkrecht einstrahlt	Relative Intensitäten
1 (1—10°) nahezu vertikal	1
2 (10—20°)	1.01
3 (20—30°)	1.13
4 (30—40°)	1.30
5 (40—50°)	1.62
6 (50—60°)	1.85
7 (60—70°)	2.09
8 (70—80°)	2.45
9 (80—90°)	3.10

Aus diesen und anderen Versuchen hat sich das übereinstimmende Resultat ergeben, daß die Intensität der senkrecht vom Himmel reflektierten Strahlen von der horizontalen zur vertikalen Einfallsrichtung in stärkerer Progression zu-

nimmt, als die Lichtstärke freiexponierter, von unendlich vielen Seiten beleuchteter Flächen, bei sonst gleicher Neigung zum Horizont.

Ein gleiches Resultat wurde auch erhalten, wenn geschwärzte Hohlzylinder (mit einer Kalotte $= \frac{1}{100}$) in verschiedener Neigung benutzt wurden, um die am Grunde derselben herrschenden Lichtstärken zu messen. Die Aufstellung erfolgte derart, daß der Nordhimmel als Lichtquelle benutzt wurde.

4. Verwendung der geschwärzten Hohlzylinder zur Prüfung photographischer Papiere und zur indirekten Bestimmung des gesamten Tageslichtes.

Verwendung der Zylinder zur Prüfung der photographischen Papiere. Es soll nun gezeigt werden, wie man imstande ist, mit Zuhilfenahme der vorgeführten Zylinder zu prüfen, ob ein fragliches Papier dem Gesetze $Jt = J't'$ Genüge leistet, also, ob es zu Lichtgenußbestimmungen und überhaupt zu Lichtmessungen verwendet werden kann. Zu diesem Behufe werden unter den oben angeführten Vorsichten Streifen des zu prüfenden Papiers im Inneren der Hohlzylinder, an der Basis angebracht und ebenso lange der Einwirkung des Tageslichtes ausgesetzt, wie Streifen desselben Papiers, welche man durch das gesamte Tageslicht beleuchtet. Die Schwärzungsgrade aller dieser Papiere werden nach der oben angegebenen Methode der indirekten Bestimmung geprüft. Wenn nun das zu prüfende Papier dem oben genannten Gesetze entspricht, so müssen für das frei exponierte Papier und für die in den einzelnen Zylindern angebracht gewesenen Papiere Intensitätswerte gefunden werden, welche den in der Tabelle 3 angegebenen proportional sind.

Da aber diese Intensitätswerte innerhalb bestimmter Grenzen schwanken, so erhält man auf diese Weise doch nur ein approximatives Resultat. Genauer wird das Resultat ausfallen, wenn man an der Basis jedes Zylinders neben dem zu prüfenden Papier in passender Weise noch Normalpapier befestigt und die so adjustierten Zylinder durch eine bestimmte Zeit der Einwirkung des Tageslichtes aussetzt. Ebenso lange ist ein Streifen des zu prüfenden Papieres und des Normalpapieres im gesamten Tageslichte zu exponieren. Das zu prüfende Papier wird dem oben genannten Gesetze genügen, wenn die zur Hervorrufung der aufeinanderfolgenden Töne erforderlichen Zeiten in beiden Fällen, nämlich bei Normalpapier und dem zu prüfenden Papier, der gleichen Proportion folgen.

Anwendung der Zylinder zur Bestimmung des direkten Sonnen- und diffusen Tageslichtes bei teilweiser Deckung des Himmels. Mit Vorteil können die Zylinder auch benutzt werden, um die Intensität des gesamten Tageslichtes in jenen zahlreichen Fällen noch zu bestimmen, in welchen die Konfiguration des Terrains die direkte Ermittlung der Gesamtstärke nicht mehr zuläßt.

Am zweckmäßigsten ist es, sich hierzu des gleichseitigen Zylinders zu bedienen, welcher, wie wir gesehen haben, etwas weniger als den neunten Teil des Himmels einstrahlen läßt. Die Lichtstärke, welche im Zylinder herrscht, beträgt, wie wir gesehen haben, im Durchschnitt (bei mittlerer Himmelsbedeckung und mittlerer Sonnenhöhe) ein Drittel des Gesamtlichtes. Man wird also die erhaltene Lichtstärke mit 3 zu multiplizieren haben, um die Gesamtstärke zu bekommen. Bei trübem Himmel (B_{10}) wird es zweckmäßig sein mit 2.5, bei klarem Himmel und mittlerer Sonnenhöhe mit 3.5, bei $B_0 S_4$ und hohem Sonnenstande mit 3.95 zu multiplizieren[1]). Da man in den Zylinder nur diffuses Licht einstrahlen läßt, und, abgesehen vom Hochsommer, auch wegen des Sonnenstandes nur diffuses Licht einstrahlen lassen kann, so erhält man auf diese Art nur die Stärke des diffusen Lichtes.

Doch wird man auf folgende Weise auch imstande sein, auf einem Terrain, auf welchen ein großer Teil des Himmelslichtes durch Berge usw. abgeschnitten ist, die Stärke des durch direktes Sonnenlicht mitbewirkten Gesamtlichtes zu bestimmen. Ein konkretes Beispiel wird mein Verfahren am besten verständlich machen. Ich würde bei mittlerer Tageshelligkeit im Zylinder eine Lichtstärke = 0.257 beobachtet haben. Somit hat die diffuse Strahlung des gesamten Tageslichtes eine Intensität $3 \times 0.257 = 0.771$. Ich bestimme nun nebenher im Sonnenschein die Stärke des gemischten und des diffusen Lichtes. Erstere wäre = 0.442, letztere = 0.305. Somit ist die Stärke des direkten Sonnenlichtes = 0.442—0.305 = 0.137. Die Intensität des direkten Sonnenlichtes ist aber die gleiche, ob ich den ganzen Himmel vor mir habe oder nur ein Teil desselben. Mithin gilt der für das direkte Sonnenlicht erhaltene Wert auch für die freie Exposition. Die Stärke des gesamten diffusen Tageslichtes wurde = 0.771 gefunden. Dazu kommt noch die Stärke des direkten Sonnenlichtes = 0.137. Die Stärke des gesamten Tageslichtes bei direkter Wirkung der Sonne ist mithin = 0.908.

[1]) Für Lichtgenußbestimmungen reichen diese Koëffizienten aus. Ich behalte mir indes eine genauere Ermittlung der Koëffizienten mit Rücksicht auf verschiedene Himmels- und Sonnenbedeckung und verschiedene Sonnenhöhen vor.

5. Ober-, Vorder-, Unter- und Hinterlicht.

Unter Oberlicht verstehe ich das auf die Horizontalfläche einfallende Licht. Bei völlig freier Exposition entspricht das Oberlicht dem gesamten Tageslichte im Sinne von Bunsen und Roscoe. Unter Vorderlicht verstehe ich das von der Sonne oder vom Himmel auf die vertikale Fläche auffallende Licht.

Mit Rücksicht auf die Beleuchtungsverhältnisse der Pflanze ist es nicht nur nötig, zwischen Ober- und Vorderlicht zu unterscheiden, in manchen Fällen muß auch auf Unter- und Hinterlicht Rücksicht genommen werden. Unter Unterlicht verstehe ich das vom Boden oder von Flüssen, Teichen usw. reflektierte Licht. Wenn ein Gewächs, z. B. ein Baum, ungleichseitig stark beleuchtet ist, z. B. in der Nähe einer Wand oder am Waldrande steht, so bezeichne ich das von rückwärts auf dasselbe auffallende Licht als Hinterlicht.

Diese vier Beleuchtungsarten, auf welche ich schon in meinen früheren Schriften über Lichtgenuß die Aufmerksamkeit gelenkt habe, sollen im nachfolgenden kurz erörtert werden. Inwieweit die Pflanze unter dem Einflusse dieser Beleuchtungsarten steht, kommt im nächsten Abschnitte zur Sprache.

Es ist selbstverständlich, daß die Stärke des Oberlichtes im großen ganzen von der Sonnenhöhe abhängig sein wird, was natürlich bei unbedecktem Himmel schärfer zum Ausdrucke kommt als bei bedeckten. Bei freier Exposition ist das Oberlicht stets beträchtlich stärker als das Vorderlicht. Die Stärke des Oberlichtes wird bei freier Exposition nicht nur dadurch bewirkt, daß der ganze Himmel hier leuchtend wirkt, sondern weil das Zenithlicht hier zur stärksten Wirkung kommt, welches, wie wir gesehen haben, bei diffuser Himmelsbeleuchtung stets die größte Lichtstärke besitzt.

Auch die Stärke des Vorderlichtes ist vom Sonnenstande abhängig. Die Verhältnisse der Lichtstärke sind bei unbedeckter Sonne andere als bei bedeckter.

Ist die Sonne unbedeckt, so ergeben sich selbst bei einer bestimmten Sonnenhöhe mehr oder minder große Unterschiede in der Stärke des Vorderlichtes je nach der Weltgegend, in welcher die Sonne steht. Jener Teil des Himmels, auf welchem die Sonne steht, ist immer am stärksten, der gegenüberliegende Teil am schwächsten beleuchtet. Die Teile des Himmels, welche rechts oder links von der Sonne zu liegen kommen, verhalten sich intermediär. Man wird die Stärke des nach N, S, E und W orientierten Vorderlichtes finden, wenn der Insolator vertikal gestellt und in die entsprechende Richtung gebracht wird, also nach N, S usw. gerichtet wird. Wenn der

Himmel mit Einschluß der Sonne bedeckt ist, so werden die Unterschiede in der Stärke des Vorderlichtes mit Rücksicht auf die Weltgegend geringer und können sich auch gänzlich ausgleichen.

In physiologischer Beziehung ist es von Wichtigkeit, das Verhältnis vom Oberlicht zum Vorderlicht zu kennen. Dabei handelt es sich entweder um das Verhältnis des Oberlichtes zum orientierten Vorderlicht, also, zur Lichtstärke jenes Himmelsteils, der nach S oder N, E oder W gerichtet ist, oder um das Verhältnis des Oberlichtes zum mittleren Vorderlichte. Dieses erhält man entweder dadurch, daß man das arithmetische Mittel des S-, N-, E- und W-Vorderlichtes nimmt oder indem man den vertikal orientierten Insolator um eine vertikale Achse rotieren läßt, wobei man sich des nebenstehend abgebildeten Apparates (Fig. 6) bedienen kann.

Einige Beispiele mögen dieses Verhältnis erläutern.

1) Wien 28. April 1897 12^h m $B_0 S_4$.

Intensität des von Norden auf die vertikale Fläche fallenden Lichtes = 1.00
„ „ „ Westen „ „ „ „ „ „ = 1.19
„ „ „ Osten „ „ „ „ „ „ = 1.25
„ „ „ Süden „ „ „ „ „ „ = 3.12
„ des gesamten Tageslichtes = 4.50

2) Wien 2. Mai 1897 12^h m $B_{10} S_0$ (vollk. bedeckter Himmel).

Intensität des von Norden auf die vertikale Fläche fallenden Lichtes = 1.00
„ „ „ Osten „ „ „ „ „ „ = 1.17
„ „ „ Westen „ „ „ „ „ „ = 1.23
„ „ „ Süden „ „ „ „ „ „ = 1.33
„ des gesamten Tageslichtes = 2.70

Im ersten Falle ist also der Süden dreimal stärker beleuchtet als der Norden; das mittlere Vorderlicht ist gleich 1.64 und verhält sich rücksichtlich seiner Stärke zum Gesamtlicht wie 1 : 2.74.

Im zweiten Falle ist N, S, E und W nahezu gleich stark beleuchtet und es verhält sich das mittlere Vorderlicht (= 1.182) zum Gesamtlichte wie 1 : 2.284[1]).

Der Einfluß der Sonnenhöhe macht sich begreiflicherweise in betreff des Verhältnisses des Oberlichtes zum (mittleren) Vorderlichte auch bemerkbar, wenn auf die geographische Breite Rücksicht genommen wird. Es ist selbstverständlich, daß im allgemeinen das Oberlicht im Vergleiche zum Vorderlicht mit der

[1]) Zahlreiche Beobachtungen über die Stärke des Vorderlichtes in N, S, E und W im Vergleiche zum Gesamtlichte enthält meine Abhandlung über das Lichtklima im arktischen Gebiete (1898). Anschließend an meine Untersuchungen wurden von W. Schramm (Über die Verteilung des Lichtes in der Atmosphäre, Kiel 1901) Beobachtungen über das Verhältnis von Ober- zu Vorderlicht angestellt.

Abnahme der geographischen Breite sich verstärkt. Die bisherigen einschlägigen Beobachtungen sind noch sehr unvollständig. Ich habe in Wien und im hohen Norden, F. Schwab in Kremsmünster nach dieser Richtung Versuche angestellt, welche lehrten, daß in hohen Breiten (Adventbay, Spitzbergen) zur Zeit der Vegetation das Oberlicht im Vergleiche zum (mittleren) Vorderlicht sinken kann bis auf 1.5 : 1 und nur bis auf 2.2 : 1 steigt, während in Wien schon im Monat Mai das Oberlicht viermal stärker werden kann als das Vorderlicht.

Es steht gleichfalls mit dem Einflusse der Sonnenhöhe auf die Stärke des Vorderlichtes im Zusammenhang, daß das letztere auch nach der Jahreszeit abändert. Nach den Kremsmünsterer Beobachtungen beträgt in der Zeit des Maximums der Lichtstärke die Intensität des Vorderlichtes aus S 0.5, aus N 0.1, aus E—W 0.2[1]) des Gesamtlichtes, hingegen in der Zeit des Minimums aus S 1.2, aus N 0.4, aus E—W 0.5 des Gesamtlichtes[2]).

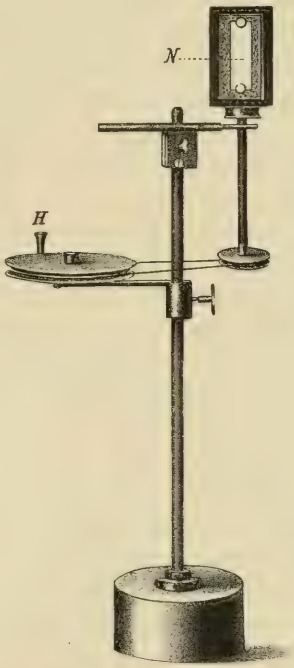

Fig. 6. Rotationsinsolator, mit der Hand in Bewegung zu setzen am Stifte der größeren Scheibe. N Normalpapier.

Vom Hinterlicht wird, wie schon angedeutet, dann die Rede sein, wenn eine Pflanze in der horizontalen Richtung von zwei Seiten verschieden stark beleuchtet ist, z. B. bei am Waldrande oder in der Nähe von steil aufsteigenden Felsen, Mauern usw. stehenden Bäumen. Die stärkere Beleuchtung entspricht dem Vorder- die schwächere dem Hinterlichte. In der Gartenkultur bei Anlage von Alleen in Straßenzügen, Bepflanzungen von Höfen usw. ist auf das Verhältnis von Vorder- und Hinterlicht besonders zu achten.

Es scheint mir nicht überflüssig, auch einige Bemerkungen über Unterlicht, d. i. über das von unten her reflektierte Licht zu machen, weil die Organe mancher Pflanzen tatsächlich auf Unterlicht reagieren.

[1]) Diese und die folgenden Werte sind ein weiterer Beleg für die bereits oben angeführte Tatsache, daß die die Sonne aufnehmende Himmelspartie am stärksten, die gegenüberliegende am schwächsten beleuchtet ist und daß die seitlich symmetrisch gelegenen Himmelsanteile sich intermediär verhalten.

[2]) F. Schwab, Photochem. Klima von Kremsmünster (1902) S. 170.

Die Stärke des Unterlichtes hängt selbstverständlich nicht nur von der Höhe des Beobachtungsortes über dem Horizont, sondern auch von dem Reflexionsvermögen der Bodenfläche ab. In welchem Maße aber beide Ursachen wirksam werden, konnte ich der Literatur nicht entnehmen, weshalb ich selbst über diesen Gegenstand einige Versuche angestellt habe [1]). In einer Höhe von 10 m über dem Boden (brach liegendes Ackerland) fand ich das Verhältnis von diffusem Oberlicht zum Unterlicht = 11.9 : 1, bei einer Höhe von 50 m (Nordwestbahn-Viadukt bei Znaim) = 6.1 : 1. Selbstverständlich muß mit weiterer Erhebung über den Boden die Stärke des Unterlichtes zum Oberlichte zunehmen. Die Sache hat aber kein weiteres pflanzenphysiologisches Interesse, weshalb ich mich mit den wenigen vorgeführten Daten begnüge [2]). Was das Reflexionsvermögen des Bodens in bezug auf die Stärke des Unterlichtes betrifft, so beobachtete ich, daß 1 m über einem hellfarbigen, von der Sonne beschienenen Wege das Unterlicht im Vergleiche zum Oberlichte auf $\frac{1}{12}$ geschwächt erschien, während über einer in nächster Nähe befindlichen, mit Gras und Klee dicht bewachsenen ebenfalls besonnten Bodenfläche das Unterlicht bloß $\frac{1}{26}$ betrug. — Von Wasser (Flüssen, Bächen usw.) ausgehende Reflexion verstärkt das Unterlicht in hohem Maße. So fand ich auf einer Brücke bei Znaim über der besonnten Fläche des Flusses (Thaya) etwa 1.5 m über der Wasserfläche die Stärke des Unterlichtes im Vergleiche zum Oberlicht = $\frac{1}{6}$. Man sieht also, daß das Unterlicht unter Umständen einen nicht unerheblichen Stärkegrad erreichen kann, es ist deshalb von vornherein nicht unwahrscheinlich, daß es auf die Pflanze, z. B. bezüglich der Orientierung der Organe, einzuwirken imstande ist, zumal wenn das Oberlicht stark geschwächt wird. In dem Abschnitte über die Beleuchtung der Gewächse komme ich auf diesen Gegenstand zurück und werde zeigen, daß tatsächlich Orientierungen von Laubblättern zum Unterlichte in der Natur vorkommen.

6. Höchste bisher beobachtete Lichtintensitäten.

Bei meinen zusammenhängenden in Wien (170 m Seehöhe) angestellten, durch zwei Jahre fortgesetzten Beobachtungen ergab sich als höchste chemische Lichtstärke 1.500 (2. Juli 1893). Spätere in Wien angestellte Messungen überstiegen niemals diesen Wert. F. Schwab hat bei seinen Beobachtungen in Kremsmünster (384 m Seehöhe) Maximalwerte erhalten, die nicht viel höher lagen. Die höchsten Werte bewegten sich zwischen 1.500 und 1.600. Nur

[1]) Lichtgenuß der Vegetation von Wien usw. (1895) S. 605 ff.
[2]) Weitere Angaben l. c. S. 623.

ganz vereinzelt werden innerhalb der fünf Beobachtungsjahre Werte gefunden, die zwischen 1.700 und 1.900 lagen. Fünfjährige auf der Sandlingalpe in Steiermark in einer Seehöhe von 1400 m von Th. v. Weinzierl angestellte Beobachtungen ergaben als Maximum 1.8.

In Buitenzorg beobachtete ich in der Zeit vom 22. Nov. bis 4. März 1894 als höchsten Wert 1.612, obgleich in der Beobachtungszeit die Sonnenhöhe bis auf 87° stieg. Die größte Sonnenhöhe der genannten mitteleuropäischen Orte beträgt etwa 65°. Die niedere Lage der Buitenzorger Maxima erklärt sich aus dem Umstande, daß zur Zeit großer täglicher Sonnenhöhe der Himmel gewöhnlich stark bedeckt ist.

Die von mir in Yellowstonegebiete beobachteten Maxima der Lichtintensität überschreiten z. T. alle bisher beobachteten Werte, obgleich die Beobachtungen nur innerhalb eines Zeitraumes von dreißig Tagen ausgeführt wurden und bei Sonnenhöhen stattfanden, welche niedriger waren, als die höchsten in Wien, Kremsmünster, Sandlingalpe und Buitenzorg beobachteten. So wurde in Norris am 1. Sept. 1904 um 1^h p. bei einer Sonnenhöhe von $52°36$ $J = 1.726$, in Old faithful am 4. Sept. 1904 (Sonnenhöhe $= 52°22$) um 12^h m $J = 1.923$ und eine Stunde später (Sonnenhöhe $= 51°47$) $J = 2.083$ gefunden.

Die zuletzt genannten hohen Intensitätswerte haben begreiflicher Weise ihren Grund in der großen Seehöhe des Beobachtungsortes. Selbstverständlich beziehen sich alle diese Maxima auf S_4 d. i. also auf völlig unbedeckte Sonne.

7. Mittagsintensitäten und Maxima.

Obgleich mit der Sonnenhöhe die Lichtintensitäten im großen ganzen steigen, desgleichen mit der Seehöhe und mit abnehmender geographischer Breite, so ergeben sich doch infolge von Zuständen der Atmosphäre mancherlei mitunter sehr starke Depressionen.

Die starke bei unbedecktem Himmel in Kairo sich einstellende Mittagsdepression, welche höchst anschaulich die Beeinflussung der Lichtstärke durch selbst dem Auge sich völlig entziehende Zustände der Atmosphäre vorführt, möge hier durch ein Beispiel erläutert werden.

Am 7. März 1894 beobachtete ich den Gang der chemischen Lichtintensität im kleinen versteinerten Wald bei Kairo. Die Sonne war völlig unbedeckt (S_4). Es konnte vermutet werden, daß das Maximum der Lichtintensität auf den Mittag falle; aber nach einem Aufstieg der Intensität bis auf 0.600 fiel die Lichtstärke um 12^h auf 0.490, um sich alsbald wieder auf 0.590 zu erheben und dann erst wieder zu sinken. Ich habe auch an anderen Orten der Umgebung von Kairo ähnliche Beobachtungen gemacht.

In verschiedenen Zonen der Erde ist die Abweichung des Maximums von der Mittagsintensität eine verschiedene. Es liegen noch viel zu wenig Beobachtungen vor, um diese Abweichungen für alle Vegetationsgebiete zur Anschauung bringen zu können, so daß ich mich begnügen muß, einige aus meinen Beobachtungen sich ergebende Daten anzuführen.

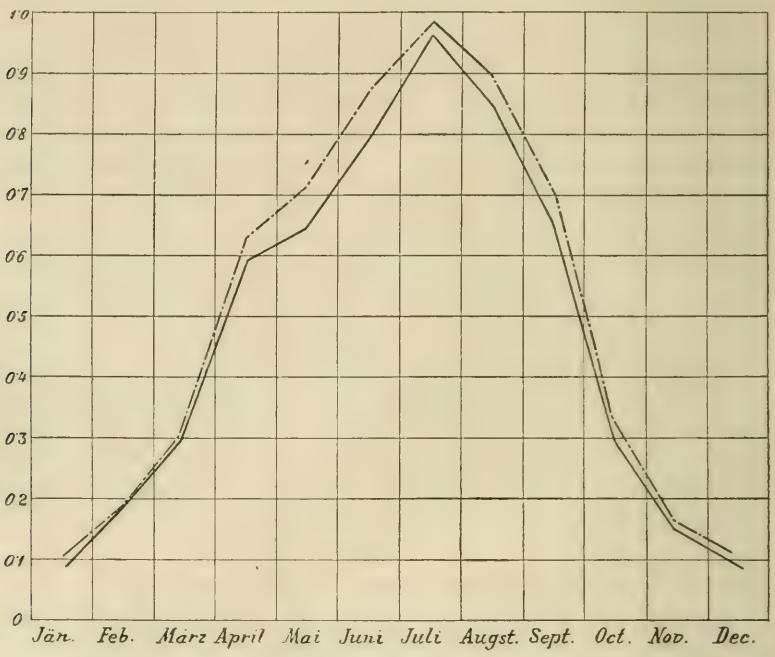

Fig. 7. Punktierte Kurve: Mittlere Maxima der Intensität. Ausgezogene Kurve: Mittlere Mittagsintensität. Wien 1893—1895.

Meine auf mehrere Jahre ausgedehnten Wiener Beobachtungen ergaben folgende Monatsmittel:

	Mittlere Mittagsintensität	Mittlere Maximalintensität	Verhältnis
Januar	0.085	0.106	1 : 1.25
Februar	0.192	0.194	1 : 1.01
März	0.300	0.333	1 : 1.11
April	0.590	0.694	1 : 1.10
Mai	0.624	0.719	1 : 1.15
Juni	0.791	0.838	1 : 1.06
Juli	0.980	0.999	1 : 1.02
August	0.852	0.912	1 : 1.07
September	0.648	0.706	1 : 1.09

	Mittlere Mittagsintensität	Mittlere Maximalintensität	Verhältnis
Oktober	0.293	0.338	1 : 1.15
November	0.150	0.162	1 : 1.08
Dezember	0.095	0.134	1 : 1.41

Die Jahresmittel ergeben für Wien ein Verhältnis der Mittagsintensität zur maximalen wie 1 : 1.08 (s. Fig. 7).

Die in Buitenzorg angestellten Beobachtungen wurden herangezogen, um für Zeiträume von 10 (bez. 9 oder 11) Tagen den Durchschnitt der mittäglichen Intensität mit der mittleren Maximalintensität zu vergleichen (Fig. 8).

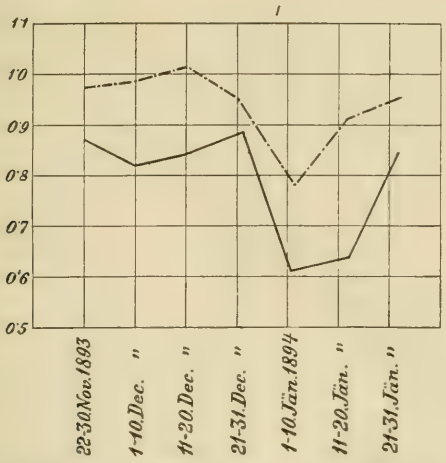

Fig. 8. 0.5—1.1 Lichtintensitäten. Punktierte Kurve: Mittlere Maxima. Ausgezogene Kurve: Mittlere Mittagsintensitäten.

	Mittlere Mittagsintensität	Mittlere Maximalintensität	Verhältnis
22.—30. Nov. 1893	0.87	0.97	1 : 1.11
1.—10. Dez. „	0.82	0.99	1 : 1.21
11.—20. „ „	0.84	1.12	1 : 1.23
21.—31. „ „	0.89	0.96	1 : 1.08
1.—10. Jan. 1894	0.61	0.78	1 : 1.28
11.—20. „ „	0.64	0.91	1 : 1.42
21.—31. „ „	0.85	0.96	1 : 1.13

Berechnet man das Mittel dieser 71tägigen Periode, so erhält man als Verhältnis der Mittagsintensität zur Maximalen 1 : 1.22. Berechnet man das zu Wien in den Monaten der größten Lichtstärke (Juni, Juli u. August) erhaltene Mittel, so kommt man trotz größerer Annäherung der Sonnenhöhe an jene im Winter in Buitenzorg zu Mittag herrschende auf ein Verhältnis von 1 : 1.04.

8. Schwankungen der Lichtstärke in verschiedenen Zonen der Erde.

Die eben vorgeführten Abweichungen der Maxima der täglichen Lichtstärke von den Mittagsintensität in Wien und Buitenzorg deuten schon darauf hin, daß die Lichtintensitäten in Buitenzorg größeren Schwankungen ausgesetzt sind als in Wien. Allein diese Schwankungen stehen mit der geographischen Breite nicht in strenger Proportion, denn, wie wir gesehen haben, sind die in Kairo beobachteten Mittagsdepressionen, selbst bei unbedeckter Sonne und

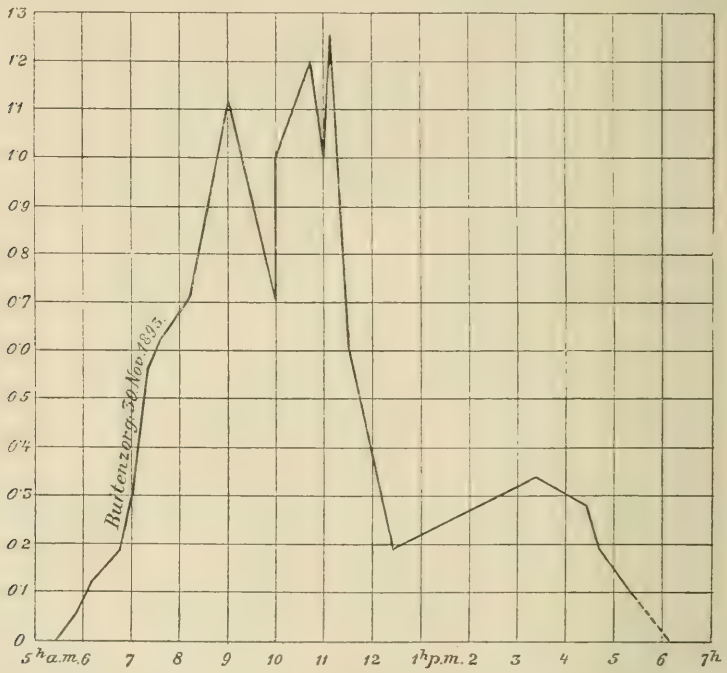

Fig. 9. 0—1.3 Lichtintensität. 5^h—7^h Zeit. Gang der Lichtintensität am 30. November 1893 in Buitenzorg (Java).

unbedeckt erscheinendem Himmel noch größer als diejenigen, welche in Buitenzorg ermittelt wurden. Hingegen zeigt sich an der arktischen Grenze der Vegetation eine große Gleichmäßigkeit im Gange der täglichen Lichtstärke, welche im starken Gegensatze zu den enormen Schwankungen der Lichtstärke im heiß-feuchten Tropengebiete steht, woselbst sie in der Regenzeit fast die Regel bilden (Fig. 9, 10, 11).

Die Unterschiede in der Beleuchtung sind im Laufe eines astronomischen Tages in keinem der untersuchten Gebiete geringer als im hocharktischen, erstlich wegen der geringen Mittagssonnenhöhe

und zweitens, weil zur Zeit des nordischen Sommertages die Sonne überhaupt nicht unter den Horizont sinkt. Das sind ja bekannte Dinge. Allein es wurden von mir auch andere Momente nachgewiesen, welche die relative Gleichmäßigkeit des hochnordischen Lichtklimas erklären [1]). Es sind die Unterschiede in der Beleuchtung mit Rücksicht auf die Richtung des Lichteinfalles in keinem Vegetationsgebiete geringer als im hochnordischen; vor allem ergab sich, daß

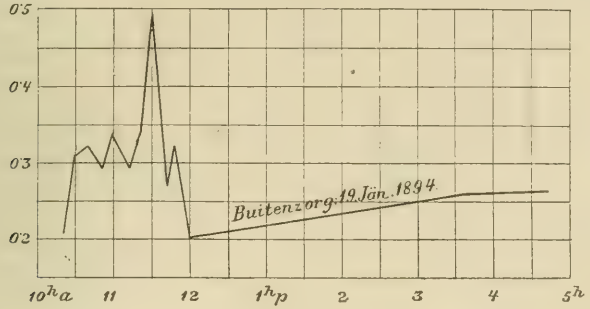

Fig. 10. 0.2—0.5 Lichtintensität. 10^h—5^h Zeit. Gang der Lichtintensität am 19. Januar 1894 in Buitenzorg (Java).

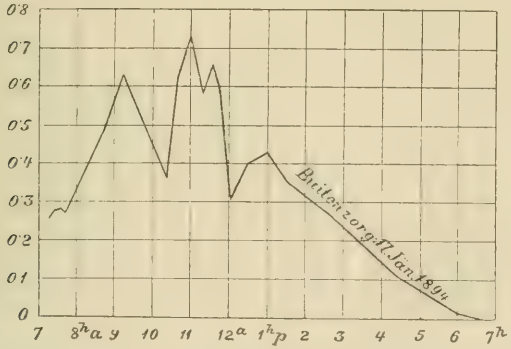

Fig. 11. 0—0.8 Lichtintensität. 7—7^h Zeit. Gang der Lichtintensität am 17. Januar 1894 in Buitenzorg (Java).

die Unterschiede zwischen der Stärke des Ober- und des Vorderlichtes relativ sehr gering sind. Auch die häufige und lange andauernde, keinen großen Schwankungen ausgesetzte Himmels- und Sonnenbedeckung begünstigt die relative Gleichmäßigkeit des arktischen Lichtklimas. Endlich wird die relative Gleichmäßigkeit der Beleuchtung auch dadurch noch begünstigt, daß die Sonne auch im Norden steht, also dann der Norden, der in anderen Zonen der Erde stets am

[1]) Photochem. Klima im arktischen Gebiete (1898).

wenigsten beleuchtet ist, geradezu die stärkste Beleuchtung aufweist und zu dieser Zeit (um Mitternacht) der Süden am geringsten beleuchtet ist. Die bei uns sich einstellende Ungunst der Beleuchtung nördlicher Standorte infolge der Schwäche des Lichtes, insbesondere des Mittagslichtes, wird im hocharktischem Gebiete durch die Beleuchtung von Norden her einigermaßen ausgeglichen (Fig. 12).

Aus den niederen in arktischen Gebieten herrschenden Sonnenständen ergibt sich, daß die Intensität der direkten Strahlung dort nur eine geringe ist. Weiter ist das Lichtklima dieses Gebietes durch das starke Überwiegen des diffusen Lichtes charakterisiert.

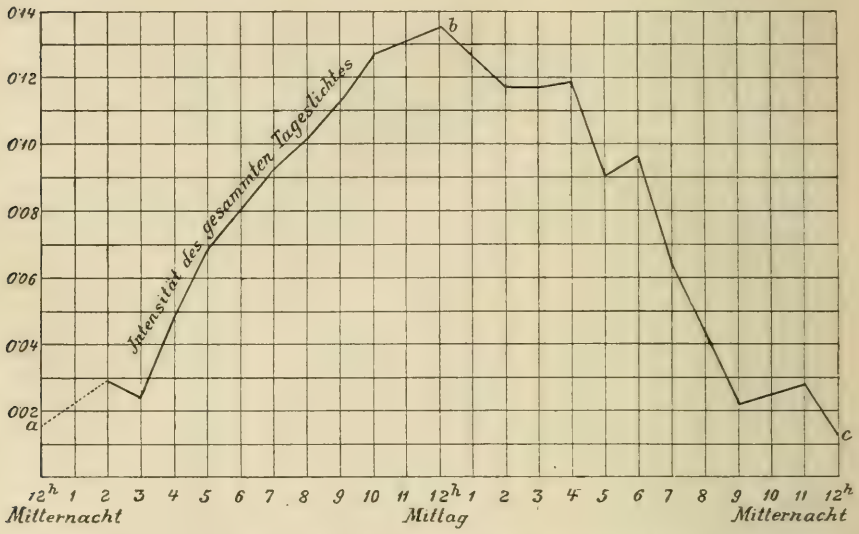

Fig. 12. 0—0.14 Lichtintensität. 12^h—12^h Zeit. Gang der Lichtintensität am 11. August 1897 von 12^h Mitternacht bis 12^h Mitternacht. Die punktierte Linie bedeutet, daß in der betreffenden Zeit (12^h Mitternacht bis 2^h a) keine Beobachtungen angestellt wurden. *a*, *b*, *c* Kurve der Lichtintensität.

9. Verhältnis der Stärke des diffusen zu der des direkten Sonnenlichtes bei verschiedenem Sonnenstande.

Diffuses und direktes Licht sind nur bei völlig unbedeckter oder nur leicht umflorter Sonne (S_4 und S_3) unterscheidbar und auf ihre Stärke zu prüfen, nicht aber bei mäßig bedeckter Sonne (S_2 und S_1). Wenn Sonne und Himmel völlig bedeckt sind (S_0 B_{10}) ist selbstverständlich das ganze Tageslicht ausschließlich diffus.

Mit steigender Sonnenhöhe nimmt für jeden Erdpunkt im allgemeinen die Stärke des direkten Sonnenlichtes im Vergleich zur Stärke des diffusen zu. Diese Zunahme an Sonnenlichtstärke ist aber von vielfach ganz unbekannten Zuständen

der Atmosphäre in so hohem Maße abhängig, daß sich für keinen Erdpunkt das Verhältnis des diffusen zum direkten Sonnenlichte aus der Sonnenhöhe ableiten läßt.

Bei einem gewissen Sonnenstande wird bei unbedeckter Sonne (S_4) die Intensität des direkten Sonnenlichtes gleich jener des diffusen. In Wien ergab sich in vielen Fällen diese Gleichheit bei etwa 57° Sonnenhöhe. Doch wurden auch andere Werte gefunden. So z. B. am 27. Mai 1895 um $4^h 15$ p. m. bei einer Sonnenhöhe von 33°. Bei etwas verschleierter Sonne (S_3) trat der Zustand der Gleichheit gewöhnlich erst bei etwa 63° ein.

Von einer bestimmten Sonnenhöhe an nach abwärts ist kein Unterschied zwischen der Intensität des Gesamtlichtes (Jg) und jener des diffusen (Jd) mehr nachweisbar, mit anderen Worten, die Intensität des direkten Sonnenlichtes ist = o geworden.

Für Wien wurde die Sonnenhöhe, bei welcher $Js = o$ wird (rücksichtlich der sog. chemischen Intensität) bei und unter 18°26′ gefunden.

Bedeutet Jg die Intensität des Gesamtlichtes, so ist

$$Jg = Js + Jd$$
$$Js = Jg - Jd$$

Ist aber $Jg = Jd$, so ist $Js = Jg - Jd = o$.

10. Verhältnis der Stärke des diffusen Tageslichtes zu der des direkten Sonnenlichtes bei verschiedener geographischer Breite und bei verschiedener Seehöhe.

Da mit steigender Sonnenhöhe die Intensität des direkten Sonnenlichtes im Vergleiche zu der des diffusen Lichtes im allgemeinen wächst, so ist es auch selbstverständlich, daß wenigstens, im großen ganzen, mit abnehmender geographischer Breite eine relative Verstärkung des direkten Sonnenlichtes sich einstellen muß. Die größte Stärke des direkten Sonnenlichts im Vergleiche zum diffusen Tageslichte wird in der äquatorialen Zone, die geringste in dem arktischen Gebiet herrschen. Im arktischen Gebiet kommt das diffuse Licht zur größten Geltung.

Aus schon angeführten Gründen übt aber der jeweilige spezifische Zustand der Atmosphäre einen so modifizierenden Einfluß auf die Lichtstärke aus, daß man aus der geogr. Breite direkt das Verhältnis von $Js : Jd$ nicht ableiten kann. Dieses Verhältnis kann nur durch die direkte Beobachtung ermittelt werden. Die hierzu erforderlichen Beobachtungen fehlen aber noch zur Zeit.

Im allgemeinen muß für gleiche Sonnenhöhe die Intensität des direkten Sonnenlichtes mit der Seehöhe

steigen. Diese Steigerung ist wohl sehr einleuchtend, wenn man beachtet, daß über die Atmosphäre hinaus keine Lichtzerstreuung mehr stattfindet, mithin das diffuse Licht nur so weit reicht als die Atmosphäre.

Über das Stärkeverhältnis von direktem und diffusen Licht bei verschiedener Seehöhe habe ich selbst Beobachtungen angestellt, und zwar im Yellowstonegebiet, wo ich bei sehr geringer Änderung der geographischen Breite die Messungen bis zur Höhe von mehr als 3000 m vornehmen konnte[1]).

Meine Wiener Beobachtungen[2]) lehrten, daß daselbst (bei hohen Sonnenständen und S_4) die Intensität des direkten Sonnenlichtes bis auf das Doppelte des diffusen Lichtes steigt. Die Kremsmünsterer Beobachtungen ergaben in *maximo* ein Verhältnis von $Js : Jd = 1.5$ bis $2 : 1$, in seltnen Fällen von $3 : 1$. Meine im Yellowstonegebiete angestellten Beobachtungen zeigten eine bis dahin noch nicht beobachtete Steigerung von Js. Es wurde nämlich die chemische Intensität des direkten Sonnenlichtes $4 — 4.5$ mal höher als die des diffusen gefunden. In vereinzelten Fällen wurde in den größten Höhen das direkte Licht sogar $5—7$ mal intensiver, als das diffuse gefunden. Absolut genommen steigt mit der Seehöhe (bei gleichem Sonnenstand) die Intensität des direkten Sonnenlichtes, die des diffusen aber nur bis zu einer bestimmten Grenze, um dann abzunehmen. Letzteres wird verständlich, wenn man bedenkt, daß an der Grenze der Atmosphäre die Intensität des diffusen Lichtes $= 0$ wird.

Um diese Verhältnisse durch ein Beispiel zu illustrieren, führe ich folgende Beobachtungen an, welche gleichzeitig von mir zu Cañon (2359 m) und von L. v. Portheim auf den Mt. Washburne (3150 m) am 2. Sept. 1904 um 11^h a. angestellt wurden.

$$\text{Cañon} \begin{cases} Jg = 1.278 \\ Jd = 0.382 \\ Js = 0.896 \end{cases} \qquad \text{Mt. Washburne} \begin{cases} 1.582 \\ 0.355 \\ 1.227 \end{cases}$$

11. Das Verhältnis des direkten Sonnenlichtes zum diffusen Tageslicht bei beschränktem Himmel.

Was bisher über das Verhältnis des direkten Sonnenlichtes zum diffusen Tageslichte gesagt wurde, gilt nur für die Beleuchtung auf völlig freiem Standorte, auf welchem also der ganze Himmel sein Licht zur Erde niederstrahlen läßt. Wie meine auf die Beleuchtungs-

[1]) Wiesner, Photochem. Klima des Yellowstonegebiets (1906).
[2]) Photochem. Klima von Wien usw. (1895) l. c.

verhältnisse der Pflanzenstandorte bezugnehmenden, bisher noch nicht veröffentlichten Untersuchungen gelehrt haben, so ist das Verhältnis des direkten Sonnenlichtes zum diffusen ein ganz anderes, wenn im Lichtfelde des Standortes neben der Sonne nur ein Teil des Himmels zur Erde niederstrahlt. Es ist das direkte Sonnenlicht im Vergleiche zum diffusen desto intensiver, je kleiner das Himmelsstück ist, welches den betreffenden Pflanzenstandort beleuchtet. Eine in einem Zimmer von der Sonne bestrahlte Pflanze kann ein direktes Licht empfangen, welches 10 mal, ja 100 mal stärker ist, als das diffuse Tageslicht, welches ihr gleichzeitig zustrahlt. So steht also eine in Zimmerkultur gehaltene Pflanze unter ganz anderen Beleuchtungsverhältnissen, als im Freien und der Augenschein kann diese prinzipielle Verschiedenheit nicht beurteilen. So viel mir bekannt, ist weder von einem Kultivateur, noch von einem Botaniker oder Physiologen auf dieses wichtige Verhältnis geachtet worden. Begreiflicher Weise ist die Kenntnis dieses Verhältnisses für die Pflanzenkultur, insbesondere der Zimmerkultur der Gewächse, von Wichtigkeit. Hier soll nur die prinzipielle Seite dieses Verhältnisses hervorgehoben werden.

Wohin die Sonne strahlt, ist die Intensität der Strahlen die gleiche, ob sie eine Ebene bestrahlt oder ein Tal, eine Kluft direkt beleuchtet. Aber die Intensität des diffusen Lichtes ist in erster Linie von der Größe des Himmelsstückes abhängig, welches die Ebene, oder das Tal oder die Kluft bestrahlt, in zweiter Linie von der Lage dieses Himmelsstückes, da ja im großen ganzen die Stärke des zerstreuten Lichtes vom Zenith nach abwärts abnimmt. Es wird also bei einem bestimmten Sonnenstande das Verhältnis $Js : Jd$ variabel und von der Größe nnd Lage des freien Himmelsstückes abhängig sein.

So wird es verständlich, daß in einem Zimmer, in welches die Sonne hineinstrahlt und das nur von einem kleinen Stück des Himmels bestrahlt wird, das Verhältnis des direkten Sonnenlichtes zum diffusen ein ganz anderes ist als im Freien.

Ähnliche Verhältnisse kommen auch in der freien Natur vor; sie sollen im nächsten Abschnitt erörtert werden.

12. Einfluß der Bewölkung auf die Lichtstärke.

Die Himmelsbedeckung übt auf die Lichtstärke einen großen Einfluß aus, wie schon die tägliche Erfahrung lehrt. Vollständige und starke Himmelsbedeckung drückt nicht nur die Lichtstärke sehr herab, sie vermag auch das direkte Sonnenlicht völlig zu eliminieren, so daß die Tagesbeleuchtung nur durch diffuses Licht besorgt wird. Eine solche Himmelsbedeckung vermag die Tageshelligkeit tief herabzusetzen. Unvollständige Himmelsbedeckung hingegen kann, wenn

die Sonne frei am Himmel steht, durch Reflexion von hellen weißen Wolken selbst eine Tageshelligkeit hervorrufen, welche stärker ist, als die beim gänzlich unbedecktem Himmel und gleichem Sonnenstande sich einstellende, was zuerst von Bunsen und Roscoe ermittelt wurde.

Die Himmelsbedeckung erfolgt in der Tiefe der Atmosphäre (nahe dem Erdboden) durch Nebel, in der Höhe durch Wolken. Nebel und Wolken bedecken entweder bloß den Himmel, oder gleichzeitig auch die Sonne. Die Verhüllung der Sonne übt bei unvollständiger Bedeckung des Himmels auf die Tageshelligkeit einen viel größeren Einfluß aus als die Verhüllung des Himmels.

Die Bezeichnungen, welche den Grad der Himmels- (B_0—B_{10}) und Sonnenbedeckung (S_0—S_4) zum Ausdruck bringen, sind bereits oben angegeben worden.

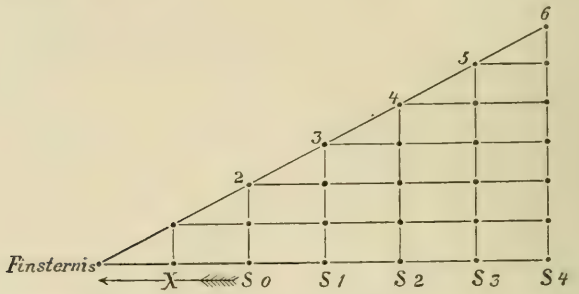

Fig. 13. Zur Erläuterung des Zusammenhangs der chemischen Lichtintensität mit dem Grade der Sonnenbedeckung. Auf der Abszisse sind Helligkeitsstufen, auf der Ordinate Intensitäten angegeben. (Nach F. Schwab.)

Aus einer großen Zahl von Beobachtungen hat F. Schwab[1]) das mittlere Verhältnis der Intensitäten bei den Helligkeitsstufen S_0 bis S_4 gefunden gleich:

$$2 : 3 : 4 : 5 : 6$$

Die beistehende Figur veranschaulicht diese Verhältnisse. Aus derselben ist zu ersehen, was auch die analytische Beobachtung lehrt ($x : x + 1 = 2 : 3$; darum $x = 2$), daß das Intervall von vollständiger Finsternis bis S_0 zweimal so groß ist als das Intervall zwischen zwei der nächst aufeinanderfolgenden Stufen.

Die angeführten Verhältniszahlen erlauben, eine bei bestimmter Himmelsbedeckung beobachtete Lichtstärke auf unbedeckter Sonne wenigstens approximativ umzurechnen. Finde ich beispielsweise bei S_3 eine Intensität $= 0.582$, so beträgt dieselbe auf S_4 bezogen beiläufig 0.698.

[1]) Schwab, l. c. S. 170ff.

Über Dauer und Grad der Himmelsbedeckung sind zahlreiche Daten in der meteorologischen und klimatologischen Literatur zu finden, welche manche Anhaltspunkte zur Beurteilung der Beleuchtungsverhältnisse in den verschiedensten Vegetationsgebieten bieten, was mit Rücksicht auf jene Gegenden, welche photoklimatisch noch nicht untersucht sind, von Wert ist.

Insbesondere sind für uns die mit dem Sonnenscheinautographen (Heliographen) ermittelten Daten von Belang, da sie nicht nur die Dauer des Sonnenscheins sondern indirekt auch die Dauer der Himmelsbedeckung angeben.

In hohen Breiten sind sonnenlose Tage am häufigsten; die Beleuchtung steht an solchen Tagen unter der alleinigen Herrschaft des diffusen Lichtes. Mit Abnahme der geogr. Breite nimmt im allgemeinen die Zahl der sonnenlosen Tage ab, womit nicht gesagt sein soll, daß nicht auch andere Verhältnisse auf die Sonnenbedeckung Einfluß nehmen, so daß auch ganz unabhängig von der geogr. Breite sich die Zahl der sonnenlosen Tage im Jahre regeln kann.

Im allgemeinen fällt die größere Zahl der sonnenlosen Tage in die Zeit der Vegetationsruhe, die weitaus kleinere in die Zeit der Vegetationsperiode. Besonders im Sommer, also in der Zeit der üppigsten Vegetation ist die Zahl der sonnenlosen Tage auffallend klein, wie die folgende Zusammenstellung lehrt.

	Zahl der sonnenlosen Tage im Winter	im Sommer
Pawlowsk (bei St. Petersburg)	111	5
Wien	77	5
Brüssel	64	4
Pola	38	1
Kimberley (Südafrika)	4.7	0.3

Mit der Seehöhe nimmt häufig die tägliche Besonnung zu, nur hohe Berggipfel sind sehr reich an sonnenlosen Tagen:

	Sonnenlose Tage im Winter	im Sommer
Ben Nevis (Schottland)	188	38
Sonnblick	135	39

Die große Zahl sonnenloser Tage auf hohen Berggipfeln bringt das Lichtklima der hochalpinen Region in eine gewisse Übereinstimmung mit dem hochnordischen; doch sind die beiden in tiefgehender Weise getrennt durch große Unterschiede in der absoluten Höhe der Intensitäten, ferner dadurch, daß das diffuse Licht gerade im hocharktischen Gebiete sein Maximum, in den hochalpinen Regionen sein Minimum hat und bezüglich der direkten Strahlung sich wieder

das umgekehrte Verhältnis einstellt, welches natürlich nur an Tagen, an welchen der Himmel unbedeckt ist, zur Geltung gelangen kann.

Völlig wolkenlose Tage sind Seltenheiten. In Mitteleuropa fehlen sie in manchen Jahren vollständig, ihre Zahl beträgt hier höchstens 10—14. In der Kirgisensteppe steigt die Zahl der wolkenlosen Tage im Jahre bis auf 140[1]).

Noch möchte ich anführen, daß die mittlere Bewölkung nicht mit der geographischen Breite steigt, wogegen ja schon die auf Buitenzorg (Java) bezugnehmenden Zahlen sprechen, vielmehr nach Arrhenius[2]) in mittleren Breiten sowohl der nördlichen als der südlichen Halbkugel je ein Minimum der Bewölkung zu liegen kommt, wie folgende Zusammenstellung lehrt:

	Mittlere Bewölkung
60° n. B.	61
30° n. B.	42
Äquator	58
30° s. B.	46
60° s. B.	75

13. Lichtsummen und Gang der Lichtstärke im Laufe des Tages, des Jahres und der Vegetationsperiode.

Zur Charakteristik des Lichtgenusses einer Pflanze oder des Lichtempfanges einer Pflanzengenossenschaft oder eines Vegetationsgebietes ist nicht selten die Kenntnis der Lichtmenge erforderlich, welche in einem bestimmten Zeitraume, z. B. während eines Tages oder während der ganzen Lebenszeit auf eine Pflanze oder während der ganzen Vegetationsperiode auf die betreffende Vegetation einwirkt.

Es ist dann am zweckmäßigsten die Lichtsummen zu bestimmen, welche die betreffenden Pflanzen benötigen, oder, vorsichtiger ausgedrückt, durch die Tagesbeleuchtung empfangen. Bereits oben (S. 21) wurde die Methode angegeben, wie diese Lichtsummen zu ermitteln sind.

Aus Mangel an zusammenhängenden Beobachtungen über die je nach Ort und Zeit zustandekommenden Lichtsummen, welche imstande wären, von vornherein anzugeben, welche Lichtmengen die Pflanzen auf den verschiedensten Punkten der Erde zu den verschiedensten Zeiten empfangen, muß ich mich hier mit der Anführung einiger charakteristischer Beispiele begnügen.

[1]) Literatur über Himmelsbedeckung und Sonnenscheindauer s. Hann, Meteorologie (1901) S. 282 ff.

[2]) Philos. Magazin, Vol. 41 (1896).

Die Berechnung der von mir in Wien 1894 ausgeführten Bestimmungen der chemischen Lichtintensität ergab als höchste tägliche Lichtsumme den Wert = 419 (17. Juni 1894), als kleinste 6.2 (am 17. November 1894).

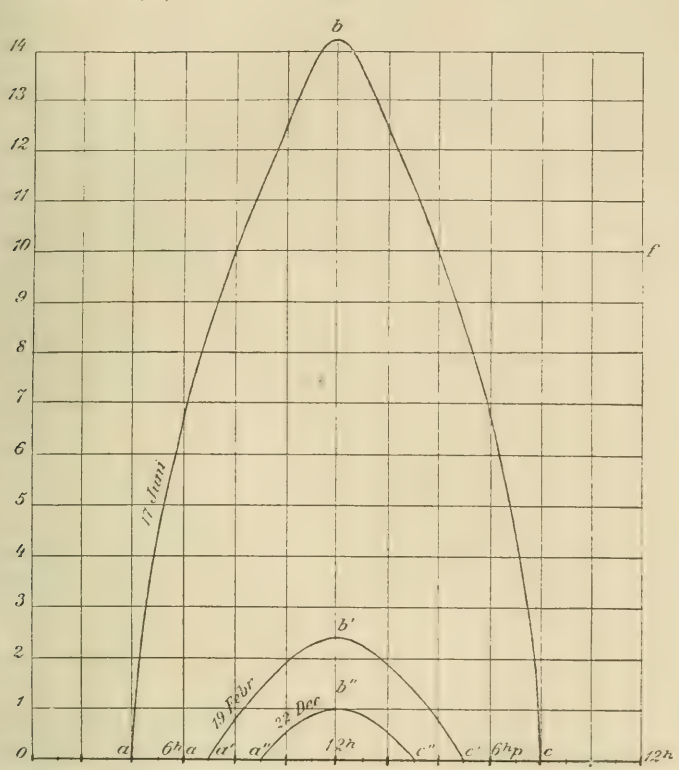

Fig. 14. Lichtsummen. Schematisch, nämlich ohne Rücksicht auf kleinere Schwankungen. o—12^h—12^h, Zeit; o—14, Intensität. 10 = 1 in Bunsenschem Maße. $0.10 f\,12^h\,0 = 1000$. $a\,b\,c\,a$ Lichtsumme am 17. Juni 1893 = 419. $a'b'c'a'$ Lichtsumme am 19. Februar 1894 = 58. $a''b''c''a''$ Lichtsumme am 22. Dezember 1894 = 16.

Bei Berechnung der mittleren täglichen Lichtsumme der Monate Juni—Dezember 1893 und der Monate Januar—Mai 1894 (Wien) wurden folgende Werte erhalten:

1893		1894	
Juni	216.9	Januar	15.1
Juli	274.5	Februar	40.1
August	252.9	März	62.2
September	150.9	April	145.2
Oktober	59.8	Mai	170.9
November	26.0		
Dezember	15.9		

Zum Vergleiche stelle ich einige mittlere tägliche Lichtsummen hierher, welche ich aus meinen Buitenzorgschen Beobachtungen berechnet habe:

1893	23.—30.	November	251.9
„		Dezember	248.5
1894		Januar	227.1

Obgleich die Mittagssonnenhöhen zur Beobachtungszeit in Buitenzorg größer waren als in den Sommermonaten in Wien (ca. 73—75° gegen 55—64°) so erschienen die in Wien beobachteten Lichtsummen im Durchschnitte doch höher, zum neuerlichen Beweise, daß eine genaue Proportionalität zwischen Sonnenhöhe und Lichtstärke nicht besteht. Freilich kommt in unserem Falle außer der Sonnenhöhe auch noch die Himmelsbedeckung und Tageslänge in Betracht.

Im hocharktischen Gebiete sind im Sommer zur Zeit, wenn die Sonne nicht untergeht, die Tageslichtsummen begreiflicherweise relativ sehr hoch. Am 6. August 1897 beobachtete ich in der Adventbay (Spitzbergen) ein Lichtintegral = 97.4. In Fig. 12 ist das aus meinen Beobachtungen sich ergebende Lichtintegral für den 11. August 1897 (Adventbay) dargestellt. Die für diesen Tag berechnete Lichtsumme betrug 90.8. Vergleicht man die zur Beobachtungszeit in der Adventbay erhaltene Tageslichtsumme mit jener, welche in Wien bei gleicher mittäglicher Sonnenhöhe (26—28°) erhalten wurde, entsprechend dem Anfang von November oder Februar, so erhält man ein durchschnittliches Verhältnis der Lichtsumme von 2.5 : 1, in den extremen Fällen von 2 : 1 und sogar 3 : 1.

Die in der Adventbay konstatierten, bei Mittagssonnenhöhen von 26—28° erhaltenen täglichen Lichtsummen stellen Werte dar, die sich bei uns erst bei einem Sonnenstande von 37—39° einstellen (Mitte März oder Anfang Oktober).

Aus den oben angeführten Beobachtungen über die mittleren Lichtsummen der Monate Juni 1893 bis Mai 1894 lassen sich folgende Sätze ableiten:

1) In Wien weist die Periode Januar—Juni eine geringere Lichtsumme auf, als die Periode Juli—Dezember.

2) Die erste Hälfte unserer Vegetationsperiode März—Juni bot geringere Lichtsummen dar als die zweite Hälfte Juli—Oktober.

3) Die beiden Frühlingsmonate März und April weisen eine etwas geringere Lichtsumme auf als die beiden Herbstmonate September und Oktober.

4) Die Periode Mai—Juni ist lichtärmer als die Periode Juli—August.

Diese das Lichtklima von Wien betreffenden Sätze, sind eine Bestätigung der Beobachtungen, welche Roscoe[1]) diesbezüglich angestellt und berechnet hat. Die von Schwab (l. c.) in Kremsmünster ausgeführten Untersuchungen bestätigen (für Kremsmünster) gleichfalls die obigen Sätze.

Ein weiterer Beleg dafür, daß die Sonnenhöhe für die Intensität des Tageslichtes nicht den Ausschlag geben muß, ist in der von Roscoe (Kew), Marchand (Fécamp, Frankreich), mir (Wien) und Schwab[2]) (Kremsmünster) gefundenen Tatsache zu finden, daß das jährliche Maximum nicht mit der größten Sonnenhöhe zusammenfällt, sondern im Monat Juli gelegen ist. Hingegen liegt nach den Beobachtungen von Stelling für St. Petersburg, dieses Maximum im ersten Drittel des Juni[3]).

Auch im Laufe des Tages folgt die Lichtstärke nicht der Sonnenhöhe. Es sind in den Vor- und Nachmittagsstunden bei gleicher Sonnenhöhe die Lichtintensitäten ungleich. Nach den von Schwab angestellten Untersuchungen ist die Tagesintensitätskurve ebenso unsymmetrisch wie die Jahresintensitätskurve, und zwar steigt im allgemeinen mit zunehmender Sonnenhöhe die Intensität langsamer an als sie abfällt[4]). Nach meinen Untersuchungen sind bei sehr niederen Sonnenständen die durchschnittlichen Morgenintensitäten größer als die Abendintensitäten, selbst bei anscheinend gleicher Himmelsbedeckung.

14. Lichtabsorption in der Atmosphäre.

Die durch die Atmosphäre erfolgende Absorption des Sonnenlichtes beherrscht alle Strahlengattungen, aber in verschiedenem Maße. In der Nähe der Erdoberfläche erscheinen etwa 17 Prozent des ganzen eingestrahlten Lichtes absorbiert, und zwar werden von den gelben 8, von den roten 18, von den chemischen 40 Prozent ausgelöscht. Die Folge dieser Absorption ist die ungleiche spektrale Zusammensetzung des Lichtes in verschiedenen Schichten der Atmosphäre. Selbstverständlich wird die Absorption des Lichtes im hohen Grade durch die Himmelsbedeckung beeinflußt. Für jeden einzelnen Erdpunkt wird aber die durch die Absorption bedingte spektrale Zusammensetzung des Lichtes auch von der Sonnenhöhe abhängig sein. Je tiefer die Sonne steht, desto größer ist die Absorption, da von jedem Erdpunkt aus die Atmosphäre in der vertikalen Richtung eine

[1]) Philos. Transact. (1868). [2]) l. c. S. 165.
[3]) Marchands und Stellings Angaben zitiert in Wiesner l. c. S. 153.
[4]) Schwab, l. c. S. 163; vgl. hierüber Wiesner, Phot. Klima von Wien usw. S. 151 ff.

geringere Dicke besitzt als in der horizontalen. Deshalb muß eben die Absorption desto mehr zunehmen, je tiefer die Sonne steht.

Die Stärke der Absorption ist von der Brechbarkeit des Lichtes abhängig, was für die sichtbaren Teile des Spektrums ja schon aus den oben angeführten Werten über die an der Erdoberfläche zu konstatierenden Anteile des Lichtes an gelben roten und sog. chemischen Strahlen (Blau, Violett und Ultraviolett) zu ersehen ist.

Starke Absorption des Lichtes muß durch die Atmosphäre auch im ultraroten Teile des Spektrums stattfinden. Dies beweisen die »kalten Absorptionsbänder« im ultraroten Teile des Sonnenspektrums, die nur thermometrisch zu konstatieren sind.

Die Absorption des Lichtes in der Atmosphäre hat eine Temperaturerhöhung zur Folge. Durch Auslöschung des Lichtes erfolgt eben ein Umsatz von Licht in Wärme. Die oben genannten »kalten Absorptionsbänder« sind nur so zu verstehen, daß durch die Atmosphäre die absorbiert erscheinenden Strahlen vollständig ausgelöscht wurden und sich in Wärme umsetzten[1]).

[1]) Hann, Meteorologie (1901) S. 11ff.

Dritter Abschnitt.

Die Beleuchtung der Pflanze.

Zum richtigen Verständnis des — man darf wohl sagen — unendlich abgestuften Lichtgenusses der Pflanze ist erforderlich, die Beleuchtungsverhältnisse der Gewächse zunächst von allgemeineren Gesichtspunkten aus zu betrachten. Es handelt sich dabei um zweierlei. Erstlich um die Kenntnisse der Lichtverhältnisse, welchen die Gewächse auf ihren natürlichen Standorten ausgesetzt sind, also um das ihnen zufließende Außenlicht, ferner um die Kenntnis der Mittel, welcher die Pflanze sich bedient, um die Stärke des ihr zufließenden Lichtes in zweckmäßiger Weise zu regulieren, also um ein Übermaß von Licht abzuwehren, oder schwaches Licht sich möglichst nutzbar zu machen. In beiden Fällen kommt die Anpassung der Pflanze an die gegebenen Lichtverhältnisse in Frage.

1. Dauer der Beleuchtung.

Nur im hocharktischen Gebiete ist die Pflanze, und zwar gerade zur Zeit ihrer stärksten Entfaltung (im hocharktischen Sommer), einer kontinuierlichen Tagesbeleuchtung ausgesetzt. Im Beginne und am Schlusse der hocharktischen Vegetationsperiode unterliegt die dortige Pflanzenwelt bereits einem täglichen Wechsel von Beleuchtung und Dunkelheit. Im äquatorialen Vegetationsgebiete ist die Pflanze das ganze Jahre hindurch täglich, wenigstens angenähert, durch zwölf Stunden im Lichte, durch zwölf Stunden im Dunkeln. Vom Äquator nordwärts beziehungsweise südwärts vergrößert sich zur Vegetationszeit im allgemeinen die Tageslänge immer mehr und mehr bis zum arktischen Maximum, um nach erreichter maximaler Sonnenhöhe wieder bis zu einer bestimmten Grenze abzunehmen.

In mittleren Breiten fällt die Dauer des Belaubtseins der sommergrünen Holzgewächse nahezu mit der Dauer der Vegetationsperiode zusammen.

Die annuellen Gewächse sind im allgemeinen entweder den Lichtverhältnissen der ganzen Vegetationsperiode oder eines Ab-

schnittes dieser Periode angepaßt. Die ephemeren[1]) Gewächse machen während der Vegetationsperiode, mit den annuellen verglichen, ihre ganze Entwicklung innerhalb eines kurzen Abschnittes dieser Periode durch. Die biennen Gewächse beginnen ihre Entwicklung am Ende der Vegetationsperiode, um den weiteren Verlauf ihrer Entwicklung in der nächsten oder in einem größeren Zeitabschnitt der nächsten Vegetationsperiode fortzusetzen und abzuschließen.

Die perennierenden verhalten sich im allgemeinen dem Lichte gegenüber wie die annuellen, doch zeigt sich zwischen beiden insofern ein großer Unterschied, als die ersteren — untereinander verglichen — bei sehr verschiedener Lichtstärke gedeihen, während die letzteren stets oder fast ausnahmslos auf große Lichtstärken angewiesen sind. Beides wird verständlich, wenn man beachtet, daß die annuellen ihre plastischen zu Laub-, Blüte- und Fruchtbildung erforderlichen Substanzen sich selbst zum Zwecke sofortiger Benutzung erzeugen müssen, während die perennierenden soviel Reservestoffe aufgestapelt haben, daß sie selbst bei geringer Lichtstärke sich weiter entwickeln können, also der Lichtstärke gegenüber sich einen viel weiteren Spielraum zur Weiterentwicklung gesichert haben.

Das Laub der wintergrünen Gewächse ist zur Tageszeit während des ganzen Jahres dem Einflusse des Lichtes ausgesetzt. Der Zusammenhang zwischen Beleuchtungsdauer und Größe des Lichtgenusses kann erst in einem späteren Abschnitte erörtert werden.

2. Stärke der Beleuchtung.

Die Stärke des auf die Pflanze auffallenden Lichtes läßt sich durch den Augenschein nicht beurteilen, nicht einmal richtig schätzen. Es ist notwendig, um ein Urteil über die Stärke des auf die Pflanze einwirkenden Lichtes zu gewinnen, photometrisch vorzugehen.

Betrachtet man eine dicht an einer Wand stehende krautige Pflanze, welche, abgesehen von dem durch die Wand abgeschnittenen Himmelsstück, völlig frei exponiert ist, so gewinnt man den Eindruck, als würde diese Pflanze einer Helligkeit ausgesetzt sein, welche dem vollen Tageslichte entspricht. Wenn man aber die Lichtintensität an diesem Pflanzenstandorte mißt, so findet man, daß die hier herrschende Beleuchtung nur etwa der halben Stärke des gesamten Tageslichtes entspricht.

Wenn man an den Waldrand tritt und dieser voll von der Sonne beleuchtet ist, so hat man den Eindruck, als würden die daselbst auftretenden, von der Sonne beschienenen Bäume der gleichen Lichtstärke ausgesetzt sein, wie völlig frei exponierte Gewächse. Die

[1]) Wiesner, Biologie, 1. Aufl. (1889) S. 22.

direkte Bestimmung der an diesem Orte herrschenden Lichtintensität[1]) zeigt aber, daß dieselbe nicht unerheblich geringer ist, als jene Lichtstärke, welcher ein völlig frei exponiertes Objekt ausgesetzt ist, wie folgende Daten lehren.

Am 30. März 1893 um 10^h45^m a. m. beobachtete ich im Wiener Augarten eine Intensität des gesamten Tageslichtes = 0.427. Am Südostrande eines dort befindlichen, dichten, noch gänzlich unbelaubten, aus hochstämmigen Bäumen zusammengesetzten Roßkastanienbestandes herrschte aber im vollen Sonnenlichte gleichzeitig bloß eine Intensität = 0.299. Im Schatten eines Roßkastanienstammes (NE) betrug die Intensität nur 0.023.

Welche Abminderung die Intensität des auf die Pflanze fallenden Sonnenlichtes mitten in einem unbelaubten Baum- und Strauchbestande erfährt, möge den nachfolgenden Zahlen entnommen werden.

An einem sonnigen, fast wolkenfreien Tag (27. März 1893) betrug um 12^h m. im Schönbrunner Park (Gloriette) die Intensität des gesamten Tageslichtes 0.712. Hundert Schritte vom Rande des hauptsächlich aus *Quercus Cerris* und *Carpinus Betulus* bestehenden Waldes, dessen Unterholz vorzugsweise *Sambucus nigra*, ferner *Evonymus europaeus* und *verrucosus* bildeten, entfernt, betrug die Intensität des (gemischten) Sonnenlichtes 0.355, während im Schatten der noch völlig laublosen Bäume die Intensität bloß den Wert 0.166 erreichte.

Ende März wurde an einem gleichfalls sonnigen Tage in einer Au, in welcher vorzugsweise Pappeln, Weiden und Ahorne auftraten, um 9^h 30^m a. m. bei einer Intensität des gesamten Tageslichtes = 0.342 in der Sonne eine Intensität von 0.240, im Schatten von 0.171 nachgewiesen.

Aus diesen wenigen Daten ist schon zu ersehen, welche starke Verminderung die Lichtintensität im unbelaubten Walde erfährt. Selbstverständlich geht die Herabminderung der Lichtintensität im belaubten Walde viel weiter. Wo direktes Sonnenlicht ungehemmt eintritt, hat es innerhalb der Krone genau dieselbe Intensität wie außerhalb; aber die Intensität des diffusen Lichtes wird innerhalb der Laubmassen stark herabgesetzt. Ich komme im anderen Zusammenhange auf die Stärke des Schattenlichtes, welches innerhalb der Krone eines einzelnen Baumes oder im geschlossenen Waldbestand herrscht, später noch mehrmals zurück.

Über die Stärke des Tageslichtes zu verschiedenen Tages- und

[1]) Es wurde die chemische Lichtintensität (mit Bunsen-Papier) wie auch sonst gewöhnlich bestimmt. Die erhaltenen Verhältniszahlen gelten aber, wie oben auseinandergesetzt wurde, angenähert für die Lichtintensität überhaupt.

Jahreszeiten, bei verschiedener geographischer Breite und Seehöhe, werden in Verbindung mit den Angaben über den Lichtgenuß der Pflanze, weiter noch zahlreiche Daten gegeben werden. Hier möchte ich nur erwähnen, daß die Dunkelheit der Nacht je nach der geogr. Breite sehr verschieden ist. Die nordische Sonne sinkt so wenig unter den Horizont, daß die Dunkelheit der Nacht nicht so vollkommen ist wie im äquatorialen Gebiete, wo die Sonne während der Nacht viel tiefer unter den Horizont sinkt. Es ist bekannt, daß sehr lichtempfindliche Pflanzen noch auf außerordentlich geringe Lichtstärken reagieren[1]). Die hochnordischen Pflanzen sind aber so wenig lichtempfindlich, daß das nächtliche Dämmerlicht (des nordischen Frühlings oder Herbstes) auf sie keinerlei Wirkung haben dürfte. Die Tiefe der (mondlosen) tropischen Nächte wird gerade wegen des Mangels an Licht den dortigen Pflanzen zu gute kommen, da jede durch das Licht hervorgerufene Störung des Längenwachstums ausgeschlossen erscheint[1]).

3. Wechsel der Beleuchtungsstärke und Lichtökonomie der Pflanze.

Jede Pflanze ist während ihrer ganzen Entwicklung einer veränderlichen, nämlich einer verschieden abgestuften, rhytmisch verlaufenden Beleuchtung ausgesetzt. Im hocharktischen Gebiete ist diese Veränderlichkeit am geringsten ausgeprägt, aber doch vorhanden. Der stärksten Veränderlichkeit der Beleuchtung unterliegen die Pflanzen der hochalpinen und äquatorialen Zone; all dies geht aus der im vorigen Abschnitte gegebenen Charakteristik des Lichtklimas der einzelnen Erdgebiete hervor.

Abgesehen von der hocharktischen Vegetation befindet sich jede Pflanze in der Nacht im Dunkeln, am Tage in einem Lichte, welches, im großen ganzen betrachtet, in seiner Stärke bis zu einem Maximum aufsteigt und bis auf Null fällt. Es wird sich später herausstellen, daß im allgemeinen trotz dieser Verschiedenheit der im Laufe des Tages sich einstellenden Lichtstärke die Grenzen des relativen Lichtgenusses bestimmter Pflanzen sich konstant erhalten, oder nur verhältnismäßig geringen Schwankungen unterliegen.

Aber auch eine Anpassung an die wechselnde Lichtstärke der Vegetationsperiode ist vorhanden. Sie äußert sich am deutlichsten in der Lebensweise der sommergrünen Holzgewächse. Die zunehmende Lichtintensität in der ersten Hälfte der Vegetations-

[1]) Über den Einfluß sehr geringer Lichtstärken auf die Pflanze s. Wiesner, Photometr. Unters. I (1893).

periode befördert im allgemeinen die Belaubung, wie die abnehmende in der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode die Entlaubung begünstigt, worauf wir in einem späteren Abschnitte (Laubfall und Lichtgenuß) noch näher zurückkommen werden. Die annuellen Gewächse folgen in der Entwicklung der Belaubung, des Blühens und Fruchtens einer bestimmten Lichtintensitätskurve, während rücksichtlich der Beleuchtung den ephemeren Pflanzen ein größerer Spielraum gewährt ist, da dieselben innerhalb einer Vegetationsperiode mehrmals ihre ganze Entwicklung vom Keimen bis zum Fruchten durchmachen. Obgleich das Leben solcher Pflanzen in unsern Breiten unter verschiedenen Lichtstärken erfolgt, so läuft doch ihre Entwicklung regelmäßig und vollständig ab; sie passen sich also der Lichtstärke ebenso an, wie sie sich den Temperaturen der verschiedenen Zeitabschnitte, in welche ihre Entwicklung fällt, angepaßt haben. Der Habitus der Pflanze kann allerdings je nach der klimatisch verschiedenen Entwicklungsperiode ein verschiedener werden. Als Beispiel führe ich *Senecio vulgaris* an, welches bei sehr lang anwährendem Herbst ephemer wird. Die Pflanze säet sich im Spätsommer oder im beginnenden Herbste aus und blüht und fruchtet, wenn es die Witterungsverhältnisse zulassen, noch im selben Jahre. Diese Herbstpflanzen sind im Habitus von der Sommerpflanze sehr verschieden[1]).

Während die annuelle Pflanze bei steigender Lichtstärke sich entwickelt, beginnt die bienne Pflanze ihre Entwicklung bei sinkender Lichtstärke; sie verfällt dann einer Winterruhe, um in der nächsten Vegetationsperiode bei steigender Lichtstärke ihre Ausbildung fortzusetzen und sich dann, dem Lichte gegenüber, wie eine annuelle Pflanze zu verhalten.

Die höchsten Lichtintensitäten und größten Lichtsummen fallen nicht auf die Gebiete üppigster Vegetation. In sehr lichtstarken Gebieten überwiegt die Stärke des direkten Sonnenlichtes jene des den Gewächsen im allgemeinen so zuträglichen diffusen Tageslichtes in so hohem Maße, daß die unter solchen Verhältnissen lebenden Pflanzen nicht gedeihen, vielmehr sich durch allerlei Schutzeinrichtungen gegen die Stärke des direkten Sonnenlichtes wehren müssen und dabei gewöhnlich nur in geringem Maße an Substanz zunehmen. Die vielleicht größten Lichtsummen empfangen in der Vegetationsperiode die Pflanzen der Kirgisensteppe. Lichtmessungen sind in den dortigen Gebieten nicht angestellt worden, aber die enorme Anzahl wolkenloser Tage (s. oben S. 62), welche für das Klima der Kirgisensteppe charakteristisch ist, lassen annehmen, daß die täglichen Lichtsummen

[1]) Wiesner, Vegetationserscheinungen im Winter 1872—73.

zur Zeit der Vegetation sehr groß sein müssen. Das Laub fast aller dort frei exponiert vorkommenden Pflanzen (Gramineen, Chenopodiaceen, Leguminosen, Rosaceen usw.) ist aphotometrisch[1], d. h. hat in seiner Lage zur Lichtrichtung keinen irgendwie ausgesprochenen Charakter, oder ist nur in niedrigstem Grade photometrisch[2]. In allen Gebieten mit mittlerer Lichtstärke, wo auch die sonstigen Vegetationsbedingungen günstig sind, nimmt das Laub gewöhnlich den photometrischen Charakter an, d. h. die Blätter orientieren sich in bestimmter Weise zum Lichte (»fixe Lichtlage« der Blätter[2]). Nur im hocharktischen Vegetationsgebiete tritt der aphotometrische Charakter der Blätter wieder stark hervor, weil die sonst ungünstigen Vegetationsbedingungen eine starke Belaubung unterdrücken und die geringe Laubmenge einen großen Teil des allgemeinen Tageslichtes der Pflanze zugänglich macht, ohne daß die Blätter derselben bestimmte Lagen zum Lichte einnehmen müssen. Auf sehr sonnigen Standorten selbst mittlerer Breiten kann das Blatt den aphotometrischen Charakter annehmen, wenn verminderte Laubbildung starke Eigenbeschattung ausschließt.

Lichtökonomie der Pflanzen. Stark beleuchtete Pflanzen nutzen das Licht für die Zwecke ihres Lebens durchaus nicht ökonomisch aus. Wie wir gesehen haben, ist das Laub solcher Pflanzen aphotometrisch oder nur im geringen Grade photometrisch. Die sparsam belaubten Gewächse des hohen Nordens erhalten sich gewöhnlich, wenigstens auf offenen Standorten, ohne durch besondere Stellung der Blätter zum Lichte sich eine größere Lichtmenge sichern zu müssen. Auch ist der Unterschied in der Stärke des Oberlichtes im Vergleiche zum Vorderlicht nirgends geringer als hier, so daß die Orientierung des Laubes zum Oberlichte der Pflanze kein besonderen Vorteil gewähren könnte. So sind die Blätter der hochnordischen Vegetation aphotometrisch oder zeigen Übergänge zum photometrischen Blatte. In beiden Fällen kommt dem Laube eine große Lichtmenge zu gute. Nur das Laub jener hochnordischen Gewächse, welche an lichtarmen Standorten z. B. in tief eingeschnittenen Bachrinnen vorkommen, zeigt die Tendenz zu euphotometrischer Ausbildung[3]. Die Blätter trachten sich möglichst horizontal zu stellen, also das Zenithlicht zu genießen. Hier sehen wir schon die Anfänge einer ökonomischen Ausnützung des Tageslichtes.

Daß die Pflanzen in den Steppen und Wüsten mittlerer oder höherer Breiten ihr Laub fast durchweg aphotometrisch oder nur im

[1]) Wiesner, Anpassung der Laubblätter an die Lichtstärke (1899) S. 2.
[2]) Wiesner, Heliotropismus II (1880) S. 40.
[3]) Wiesner, Anpassung der Laubblätter usw.

geringen Grade photometrisch ausbilden, also gar nicht haushälterisch mit dem Lichte zu Werke gehen, ist wohl einleuchtend. Doch kann auch auf anderen Standorten die aphotometrische Ausbildung des Laubes zustande kommen. Immer aber nur auf sonnigen oder doch sehr offenen Standorten. Auch muß die Pflanze, um aphotometrische Blätter auszubilden, ihr Laub so zu reduzieren imstande sein, daß die Blätter sich nicht gegenseitig beschatten. Ein aphotometrisches Blatt trägt einen spezifischen anatomischen Charakter an sich, der im Einklang mit seiner Lichtaufnahme steht.

Als Beispiel führe ich die Arten der Gattung *Pinus* an. Der aphotometrische Charakter der Blätter dieser Nadelbäume spricht sich schon darin aus, daß die Nadeln fast ebenso häufig die Unterseite als die Oberseite dem Oberlichte, überhaupt dem stärkeren Lichte zuwenden. Der konzentrische Bau des Blattes bringt es mit sich, daß jede beliebige Seite des Blattes genügend Licht empfangen kann. Ob die morphologische Ober- oder Unterseite vom Lichte getroffen wird, ist bei der konzentrischen Anordnung des Chlorophyllparenchyms der *Pinus*-Nadeln gleichgültig. Aber auch die *Pinus*-Arten brauchen nicht ökonomisch mit dem Lichte umzugehen: von welcher Seite ihre Nadeln auch bestrahlt werden, es fließt ihnen Licht zu, sie brauchen sich nicht auf eine fixe Lichtlage einzurichten, welche den möglichst größten Lichtzufluß im Gefolge hat.

Die Lichtökonomie des Laubblattes wird erst erforderlich, wenn die Pflanze an lichtarmen Standorten steht, z. B. im Schatten des Waldes, oder wenn die Pflanze durch reichliche Laubentwicklung sich selbst einen großen Teil des Tageslichtes entzieht. In solchen Fällen wird das Blatt euphotometrisch d. h. es stellt sich genau senkrecht auf das stärkste diffuse Licht seines Lichtareals. Durch den euphotometrischen Charakter des Laubblattes kommt die Lichtökonomie der Pflanze am klarsten zum Ausdruck. Zahllose Bäume von der äquatorialen Zone an bis zu den kältesten Gürteln der Erde besitzen euphotometrisches Laub, entweder im ganzen Bereiche ihrer Laubmasse oder doch im Innern ihrer Krone. Bei vielen von ihnen ist das in der Peripherie gelegene Laub panphotometrisch: es empfängt wohl auch einen großen Teil des äußeren diffusen Lichtes, wehrt aber einen Teil des direkten Sonnenlichtes ab. Diese panphotometrischen Blätter[1]) sind häufig schon in der Gestalt von den euphotometrischen verschieden; erstere sind entweder noch oben konkav gekrümmt (*Viburnum Lantana*) oder bilden nach oben einen offenen Winkel (*Syringa vulgaris*) usw., während die letzteren eben

[1]) Wiesner, l. c. S. 2.

ausgebreitet sind. Im Innern der Krone nimmt das euphotometrische Blatt sehr häufig eine genau horizontale Stellung an, indem es das im Durchschnitte stärkste Licht — das Zenithlicht — sich zunutze macht. Bei einseitiger Beleuchtung stellt sich das euphotometrische Blatt häufig vertikal. Es kann aber jede andere Lage annehmen, kann sich selbst mit seiner Oberseite dem Unterlichte zuwenden; immer aber steht es senkrecht auf das stärkste ihm zugängliche diffuse Licht.

Die Blätter sind also in ihrem Verhalten zum Lichteinfall entweder photometrisch oder aphotometrisch. Die vollendetste Form des photometrischen Blattes ist, wie wir gesehen haben, das euphotometrische, welches der größten Lichtökonomie dient. Das photometrische Blatt kann aber die Fähigkeit, viel diffuses Licht zu empfangen mit der Eignung, wenigstens einen Teil des direkten Sonnenlichtes abzuwehren, verbinden. Endlich sei noch bemerkt, daß Übergänge von aphotometrischen zu photometrischen Blättern bestehen, welche dadurch charakterisiert sind, daß das Blatt nur die Fähigkeit besitzt, seine Oberseite dem stärkeren Lichte zuzuwenden, ohne befähigt zu sein, die Blattspreite weiter nach den Graden der Lichtstärke zu orientieren. Wir werden diese Blätter später als oligophotometrisch noch näher kennen lernen.

4. Beleuchtungsrichtung.

Es gibt wohl kaum eine Pflanze, deren oberirdische Vegetationsorgane das gesamte Tageslicht uneingeschränkt genießen. In der Regel reduziert die Pflanze selbst das ihr zufließende Licht durch die Ausbildung ihrer Vegetationsorgane, und wo wir die Gewächse angenähert der vollen Wirkung des gesamten Tageslichtes ausgesetzt finden, wie in Steppen, Wüsten usw., sind ihre Organe reduziert und die Masse der von solchen Pflanzen produzierten organischen Substanz erscheint auf ein Minimum gesunken.

Daß die Standortsverhältnisse selbst bis zu einer weitgehenden Grenze (durch das Bodenrelief, durch Beschattung usw.) den Lichtgenuß der Pflanzen einschränken, ist eigentlich selbstverständlich.

Durch die Größe und Lage ihrer Organe und durch die Beleuchtungsverhältnisse des Standortes wird der Lichtzutritt nicht nur im allgemeinen beschränkt, sondern es wird dem Lichte häufig der Zutritt nur nach bestimmten Richtungen ermöglicht.

Ein auf einer Böschung stehendes Gewächs mit sogenannten Wurzelblättern und einem Blütenschaft (z. B. *Taraxacum officinale*) erhält bloß einen Teil des Tageslichtes; allein dieser Teil des Lichtes kann fast von allen Seiten ungehemmt zutreten. Analoge Fälle kann man sich leicht vergegenwärtigen.

Fig. 15. *Thuja* sp. Infolge ungleichseitiger Beleuchtung ungleichseitig zur Ausbildung gelangter Baum. Die Lichtseite ist stärker entwickelt als die Schattenseite. Trotz dieser Phototrophie ist der Baum aufrecht geblieben.

Aber viele Pflanzen, beziehungsweise deren Organe, sind auf Oberlicht, andere auf Vorderlicht angewiesen. In Klammen, schmalen, tiefen Bach- oder Flußgerinnen, in engen Tälern usw. empfangen die daselbst auftretenden Pflanzen bloß Oberlicht. Die Blätter der im Waldschluß stehenden Buchen und zahlreicher anderer Bäume empfangen, wie die horizontale Lage der (euphotometrischen) Blätter erkennen läßt, in erster Linie Oberlicht. Desgleichen das Unterholz der Wälder und Auen und sehr häufig auch die krautige im Waldesschatten auftretende Vegetation. Am Stamme der Bäume sich ausbreitenden Laub- oder Krustenflechten kommt nur das Vorderlicht zugute, aber auch andere ähnlich situierte Pflanzen, z. B. die auf Java so häufig auf Baumstämmen flechtenähnlich ausgebreitete Orchidee: *Taeniophyllum Zollingeri* usw., verhalten sich ähnlich. An Mauern, Felsen, Baumstämmen stehende oder an diesen emporkletternde Gewächse sind gleichfalls auf Vorderlicht angewiesen, wie schon die durch diese Lichtrichtung bedingte fixe Lichtlage der Blätter solcher Pflanzen erkennen läßt.

Der Einfluß des Ober- und Vorderlichtes auf die Lichtraumnutzung der Holzgewächse wird im nächsten Paragraphen erörtert werden. Hier soll nur auf die Beleuchtung der Pflanze durch Hinter- und Unterlicht hingewiesen werden. In welchem Sinne diese Beleuchtungsrichtungen zu nehmen sind, wurde bereits oben (S. 50) angegeben.

Die Wirkung des Hinterlichtes auf die Pflanze ist nicht so selten zu beobachten. Wenn beispielsweise ein Holzgewächs in einer kleinen Entfernung von einem hohen Gebäude steht, kann man nach unserer Methode leicht das Verhältnis des Vorderlichtes zu dem von rückwärts einfallenden Lichte bestimmen. Von diesem Verhältnisse wird es abhängen, ob bloß das Vorderlicht auf die Organe einwirkt, oder ob nicht auch eine Wirkung des Hinterlichtes zu konstatieren ist. Wo das Hinterlicht zu schwach ist, um dem Lichtbedürfnis der betreffenden Pflanze zu entsprechen, sterben Blätter, Zweige und Äste des betreffenden Gewächses in demselben Maße ab wie durch geschwächtes Oberlicht, und man kann sich durch Lichtmessungen überzeugen, daß die Stärke des Hinterlichtes, bei welcher die Zweige, z. B. einer *Thuja occidentalis*, abzusterben beginnen, einer Lichtstärke des Oberlichtes entspricht, bei welcher an diesem Gewächse die Zweige und Äste in der Richtung von unten nach oben absterben. Die Intensität des Hinterlichtes ist oft eine so geringe, daß bloß die vordere Laubkronenhälfte ausgebildet wird.

Über die Stärke des Unterlichtes ist oben (S. 50) bereits das für unsere Zwecke Wichtigste mitgeteilt worden. Wir haben gesehen,

daß das Unterlicht unter Umständen einen nicht unerheblichen Stärkegrad erreichen kann, es ist deshalb von vornherein nicht unwahrscheinlich, daß es auf die Pflanze, z. B. bezüglich der Orientierung der Organe, einzuwirken imstande ist, zumal wenn das Oberlicht stark geschwächt ist.

Das beste Beispiel, welches ich in dieser Richtung anführen kann, ist folgendes. Die Verzweigung an geneigten Ästen von *Lycium barbarum* erscheint epitroph[1]), d. h. an geneigten Ästen kommen die Sprosse bloß an der Oberseite zur Entwicklung. Je nach den Beleuchtungsverhältnissen gelangen nicht nur die an der obersten Kante der Äste gelegenen Knospen zur Entwicklung, sondern auch noch seitliche. Ich habe nun oftmals die Beobachtung gemacht, daß auf erhöhten Stellen befindliche Büsche von *Lycium* durch bogenförmiges Vorwärtswachsen der Sprosse nach der Lichtseite über dem Boden eine förmliche Laube bilden, deren Oberlicht in der Tiefe der Büsche außerordentlich geschwächt ist. Im tiefen Schatten dieser Laube befindliche Sprosse verzweigen sich nun nicht epitroph, indem das Oberlicht zu schwach ist, um die oberseits stehenden Knospen zur Entwicklung zu bringen. Aber das von unten aufstrahlende Licht ist häufig stark genug, um Knospen, welche an der Unterseite der Sprosse sich befinden, zur Entwicklung zu verhelfen. Sowohl die oberen (normalen) Sprosse, als die unterseits sich entwickelnden Sprosse wachsen in der ursprünglichen Richtung weiter: die oberen wachsen nach aufwärts, die seitlichen nach der entsprechenden Richtung, die unteren nach unten. Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, daß die gewöhnliche Epitrophie der Sprosse von *Lycium barbarum* ein in der Ontogenese durch das Licht induziertes Verhältnis darstellt, daß dieses Verhältnis durch geänderte Beleuchtung sich umkehren kann, und daß in den beobachteten Fällen das Unterlicht die Ursache der Entwicklung der an der Unterseite der Äste befindlichen Sprosse bildet.

Genauer wurde von mir ein Fall untersucht (Anfangs Mai 1894), in welchem das durch das Dickicht der *Lycium*-Zweige dringende Oberlicht im Mittel bloß $\frac{1}{80}$ des gesamten Tageslichtes betrug. Das Unterlicht traf auf oberseits tief beschattete Äste und hatte eine mittlere Lichtstärke gleich $\frac{1}{8.5}$. An diesen Ästen kamen nicht nur Knospen der untersten Kante sondern auch seitlich situierte Knospen zu normaler Ausbildung und besaßen tief ergrünte, normal aussehende Blätter. Die aus den nach unten gerichteteten Knospen hervorgegangenen Zweige wuchsen vertikal nach abwärts, die anderen

[1]) Wiesner, Anisomorphie (1892), S. 688 ff.

etwa unter Winkeln von 30°. An den ersteren waren die morphologischen Oberseiten der Blätter nach unten gerichtet, was ja schon in der Entwicklungsrichtung der betreffenden Sprosse begründet erschien. Aber auch an den schief nach unten wachsenden Zweigen waren alle morphologischen Oberseiten der Blätter nach unten gerichtet. Es wurde hier also die fixe Lichtlage dieser Blätter durch das Unterlicht hervorgerufen, und es mußten die Blätter durch eine faktische Drehung ihre ursprüngliche Richtung ändern, um in die fixe Lichtlage zu gelangen.

Auch an einigen anderen Holzgewächsen konnte ich die Wirkung des Unterlichtes konstatieren. So fand ich, daß tief beschattete Zweige von *Acer campestre* und von *Celtis australis* unter dem Einflusse des Unterlichtes ihre Blattflächen orientierten, sich nämlich senkrecht auf dieses stellten. Bei *Acer campestre* fand ich, daß die betreffenden Blätter infolge ungenügender Beleuchtung nicht die normale Größe annahmen, und daß die Wendung der Blattspreite an der Grenze zwischen Blattstiel und Blattfläche zustande kam.

Um den Einfluß des Unterlichtes auf das Zustandekommen der fixen Lichtlage näher kennen zu lernen, wurden folgende Versuchsreihen durchgeführt. Es wurden im Gewächshause einige Pflanzen ausgesucht, welche bei beliebigem Aufstellen prompt eine neue fixe Lichtlage in schwachem Lichte annahmen und deutlich oder stark auf Unterlicht reagierten. Es waren dies folgende Gewächse: *Bochmeria polystachya*, *Begonia vitifolia*, das bekannte, in Gewächshäusern unter dem Namen *Panicum variegatum* häufig gezogene Gras *Oplismenus imbecillus* und *Senecio elegans*.

Diese Pflanzen wurden auf einer großen unterseits unterstützten Glasplatte, welche aber von unten her reichlich Licht erhielt, horizontal aufgestellt und mit einem undurchsichtigen Rezipienten bedeckt, so daß sie ausschließlich der Wirkung des Unterlichtes ausgesetzt waren. Bei einer Lichtstärke $= \frac{1}{200} - \frac{1}{100}$ reagierten die Blätter nicht auf das Licht. Als aber die Intensität des Unterlichtes auf $\frac{1}{60} - \frac{1}{50}$ gesteigert wurde (das Maximum der herrschenden Lichtintensität betrug 0.18 — 0.022), reagierten die Blätter dieser Pflanzen auf das Unterlicht, aber in verschiedener Weise. Die unter dem ausschließlichen Einfluß des Unterlichtes zur Entwicklung gelangten Blätter der *Bochmeria* und der *Begonia* hatten sich genau nach dem Unterlichte orientiert, d. h. die Oberseiten der Blätter waren genau nach unten gekehrt. Weniger genau erfolgte diese Orientierung bei *Panicum variegatum*; es zeigte sich aber bei den jungen Blättern dieser Pflanze die Tendenz, sich senkrecht auf das Unterlicht zu

stellen, indem die genannten Blätter durch schraubenförmige Drehung einen Teil ihrer Spreite mit der Oberseite nach abwärts kehrten. Die jungen, im Dunkeln entstandenen Blätter von *Senecio elegans* zeigten wieder ein anderes Verhalten. Die Blattspreiten waren auf dem Wege zur Umkehrung über die nach unten gerichtete vertikale Lage nicht hinausgekommen. Erst bei höheren Intensitäten des Unterlichtes ($\frac{1}{5}$—$\frac{1}{8}$) stellen auch die Blätter dieser Pflanze sich senkrecht auf das Unterlicht.

Die Wirkung des Unterlichtes auf den Baumwuchs sieht man nicht selten an hohen Flußufern, an Basteien und ähnlichen Orten, wo der Baum mit einem Teile seiner Krone, nach dem Lichte vorgeneigt, bei starker Laubentwicklung in verhältnismäßig hohem Grade dem Unterlichte ausgesetzt ist. Auch bei sehr hochschaftigen Bäumen insbesondere Palmen, scheint das Unterlicht zur Wirkung zu kommen.

5. Beleuchtung der Pflanze durch diffuses Tages- und gemischtes Sonnenlicht.

Schon in der Einleitung ist auf die hohe Bedeutung des diffusen Tageslichtes für das Pflanzenleben hingewiesen worden. Hauptsächlich diesem Lichte ist die Pflanze angepaßt. Wir verstehen diese Anpassung: dieses Licht ist ja das eigentlich herrschende, während es von zufälligen Zuständen der Atmosphäre abhängig ist, ob nebenher auch direkte Sonnenstrahlen zur Wirkung gelangen. Dazu kommt noch, daß im Innern der Laubkrone der Bäume fast nur diffuses Licht herrscht, und die im Schatten des Waldes oder unter Gebüsch auftretenden Pflanzen der Wirkung der Sonne nicht oder nur vorübergehend ausgesetzt sind.

Wie wir oben gesehen haben, ist die Pflanze nirgends einer ausschließlich direkten Sonnenstrahlung unterworfen; das Licht der besonnten Pflanze ist ein Gemenge von diffusem Tages- und direktem Sonnenlicht. Gegen die direkte Sonne, namentlich in mittleren und niederen Breiten, wehrt sich die Pflanze durch zahlreiche Einrichtungen, auf die gelegentlich schon aufmerksam gemacht wurde oder in folgenden Abschnitten noch hingewiesen werden wird. Mit der Erhebung über die Meeresfläche nimmt die Intensität der direkten Sonnenstrahlung zu, die des diffusen Tageslichtes ab. Dies ist der Grund, warum manche Holzgewächse auf hohen Standorten z. B. durch Hitzelaubfall Schaden leiden, während sie in gleicher Breite in den Niederungen gedeihen, warum mit steigender Seehöhe der Baum sich gegen die gesteigerte Kraft der direkten Sonne wehrt. Diese Verhältnisse werden in einem später folgenden Abschnitte genau ins Auge zu fassen sein.

Trotz dieser schädigenden Wirkung allzu starker Sonnenstrahlung kommt es doch vor, daß die Pflanze aus der Beleuchtung durch die unbedeckte Sonne Nutzen zieht. Am auffälligsten tritt uns dieses Verhalten an den sommergrünen Holzgewächsen entgegen, welche im Beginne der Knospenentfaltung infolge der vorhergegangenen herbstlichen Entlaubung dem Sonnenlichte freien Zutritt zu den Knospen gestatten. Wie wir später sehen werden, sind die Minima des Lichtgenusses der sommergrünen Holzgewächse während der Knospenentfaltung sehr hoch und sinken erst nach vollendeter Belaubung auf einen stationären Wert, welcher sich nur innerhalb enger Grenzen bewegt.

Daß zur Knospenentwicklung ein relativ starkes Licht erforderlich ist, lehren ja auch die Koniferen, welche ihre Knospen nur in der Peripherie der Krone ausbilden, wo sie der direkten Wirkung des Sonnenlichtes teilhaftig werden können. Es gilt dies überhaupt für alle immergrünen Holzgewächse.

Um zu erfahren, unter welchen Lichtverhältnissen die Knospen unserer Holzgewächse sich ausbilden, habe ich eingehende Untersuchungen angestellt[1]), welche lehrten, daß die Knospen aller untersuchten Holzgewächse wohl im rein diffusen Lichte zur Entwicklung und völligen Ausbildung gelangen können und so entstandene Blätter auch normal funktionieren, daß aber das direkte Sonnenlicht nicht nur die Belaubung beschleunigt, sondern auch eine kräftigere Ausbildung der Laubsprosse herbeiführt.

Noch schärfer als bei unsern Holzgewächsen tritt die beschleunigende und befördernde Wirkung der Sonnenbeleuchtung bei jenen Bäumen und Sträuchern hervor, welche, aus wärmeren Vegetationsgebieten stammend, bei uns kultiviert werden.

Um diese Verhältnisse zu verdeutlichen, hebe ich aus den von mir ausgeführten und schon früher veröffentlichten Beobachtungsreihen die beiden folgenden typischen Beispiele heraus. Das eine bezieht sich auf die Buche (*Fagus silvatica*), das andere auf die aus dem wärmeren Nordamerika stammende, bei uns in Gärten häufig kultivierte *Amorpha fruticosa*.

Die nachfolgend mitgeteilten Versuche wurden in Wien mit in geräumigen Töpfen kultivierten Pflanzen durchgeführt.

a) Buche.

Eine Partie der Bäumchen war dem Lichte des nördlichen Himmels ausgesetzt und während der ganzen Versuchszeit (April bis Mitte Juni) traf sie kein Sonnenstrahl. Um die Wirkung der direkten

[1]) Photometr. Unters. IV (1904).

Besonnung kennen zu lernen, wurde ein Teil der Versuchspflanzen auch dem östlichen und südlichen Himmelslichte ausgesetzt und auch der Beleuchtung im vollen Tageslichte unterworfen.

Die Aufstellung der Versuchspflanzen erfolgte in der Weise, daß die mittleren Lichtsummen auf den Aufstellungsorten zur Versuchszeit folgende Werte darstellten:

Freie Exposition: Lichtsumme (Integral) des gesamten diffusen Tageslichtes . . . . . = 100
Nordlage: Lichtsumme des gesamten diffusen Tageslichtes = 28
Ostlage: Lichtsumme des gesamten diffusen Tageslichtes . = 24
Südlage: Lichtsumme des gesamten diffusen Tageslichtes . = 26

Es war beabsichtigt, die Lichtsumme in der Nord-, Ost- und Südlage konstant zu machen und auf den Wert 25 ($\frac{1}{4}$ des gesamten diffusen Lichtes) zu bringen, was aber, wie obige Zahlen lehren, nicht vollkommen gelungen ist, indes auf die abgezogenen Hauptresultate, wie wir sehen werden, keinen wesentlichen Einfluß hatte.

In der Nordlage empfingen die Versuchspflanzen nur diffuses Licht. In der Ost- und Südlage aber außer dem diffusen noch direktes Sonnenlicht.

Der Überschuß an Licht, welchen die Pflanzen in der Ost- und Südlage im Vergleiche zu den Pflanzen der Nordlage empfingen, entsprach dem direkten Sonnenlicht. Natürlich war dieser Überschuß in der Südlage größer als in der Ostlage, infolge der größeren Sonnenhöhe.

Die ganze Versuchsreihe begann am 9. April, noch vor dem Schwellen der Knospen.

Nordlage. Alsbald stellte sich Knospenschwellen ein und am 20. April waren die ersten Blattspitzen sichtbar. Am 1. Mai traten die ersten Blattflächen hervor. Am 21. Mai war die Belaubung vollendet. Alle Stengelglieder der neuen Sprosse waren unentwickelt, die ziemlich normal aussehenden Blätter waren schwach behaart. Die Blätter hatten eine durchschnittliche Länge von 42 mm und eine durchschnittliche Breite von 25 mm. Die Entwicklungsperiode des Laubes hatte eine Dauer von 30 Tagen.

In der Ostlage trat auch bald nach der Aufstellung das Schwellen der Knospen ein. Die ersten Blattspitzen der sich öffnenden Knospen wurden am 16. April sichtbar. Schon am 17. April lagen die ersten Blattflächen frei. Auch hier bildeten sich nur Kurztriebe aus, denn alle Stengelglieder der neuen Sprosse waren unentwickelt. Die normal aussehenden Blätter waren im Vergleiche zu den in der Nordlage befindlichen bedeutend stärker behaart. Die

Blätter hatten dieselben Dimensionen, wie die in der Nordlage gestandenen und erschienen etwas lebhafter grün gefärbt, als die der Vergleichspflanzen. Am 8. Mai war die Belaubung vollendet. Die Belaubungsperiode der Sprosse hatte eine Dauer von nur 22 Tagen.

Südlage. Die ersten Blattspitzen erschienen am 13. April, die Blattflächen wurden am 14. April sichtbar. Die Belaubung war am 5. Mai vollendet. Es bildeten sich teils Kurz-, teils Langsprosse aus, deren längste Internodien 6 mm erreichten. Die Blätter waren auch stärker als die in der Nordlage zur Entwicklung gekommenen behaart, hatten eine durchschnittliche Länge von 53 mm und eine durchschnittliche Breite von 34 mm. Vom Öffnen der Knospen bis zur vollständigen Ausbildung des Laubes verstrich gleichfalls ein Zeitraum von 22 Tagen; aber wie aus den mitgeteilten Daten zu ersehen ist, trat die vollständige Belaubung früher als in der Ostlage ein.

Im gesamten Tageslichte verlief die Entwicklung ähnlich so wie in der Südlage, mit dem kleinen Unterschiede, daß die ganze Ausbildung der Belaubung bloß 20 Tage in Anspruch nahm, also ein noch früherer Abschluß der Zweigentwicklung sich einstellte, als in der Südlage.

In der Zahl der an den einzelnen Sprossen zur Ausbildung gelangten Blätter zeigte sich an den einzelnen Standorten kein wesentlicher Unterschied. Hingegen ergaben sich an den einzelnen Standorten verschiedene Lebendgewichte der Blätter, wie aus folgenden Vergleichszahlen hervorgeht:

N	52
E	60
S	74
freie Exposition	100

Aus diesen Versuchsreihen geht unzweifelhaft hervor, daß für die Laubentwicklung der Rotbuche das diffuse Tageslicht ausreicht, daß aber das direkte Sonnenlicht die Laubentwicklung dieser Baumart beschleunigt und befördert.

b) *Amorpha fruticosa.*

Beginn der Versuche: 9. Mai.

Das Treiben der Knospen begann:

N	am 21. Mai
E	„ 14. „
S	„ 12. „

Am 28. Mai waren die E- und S-Pflanzen bereits reich belaubt, während bei der N-Pflanze die Belaubung noch sehr schwach war. Am 10. Juni war diese letztere Pflanze auch schon gut beblättert, es hatten sich aber erst 55 Blätter vollkommen ausgebildet, während die E-Pflanze 94 und die S-Pflanze 86 hervorbrachte. Die Blätter hatten sich an allen Standorten in anscheinend völlig gleicher Weise ausgebildet. Nur waren die der N-Pflanze erkennbar dunkler gefärbt.

Auf dem N-Standort blieb also das gebildete Chlorophyll besser erhalten als an dem S- und E-Standorte. Offenbar reichen die Schutzeinrichtungen gegen Chlorophyllzerstörung durch das Licht bei diesem Gewächse nicht völlig aus, um es gegen die starke direkte Strahlung bei hohem Sonnenstande vollkommen zu schützen. Dieser Schutz ist, wie bekannt, hauptsächlich darin zu suchen, daß die Blättchen sich bei hohem Sonnenstande in die Richtung des einfallenden Lichtes zu stellen trachten. Werden sie künstlich in jener Lage zurückgehalten, welche sie bei mäßiger Beleuchtung angenommen haben, unter welchen Verhältnissen sie von den Sonnenstrahlen unter großen bis 90° gehenden Winkeln getroffen werden, so verlieren sie, wie ich schon früher zeigte, einen Teil ihres Chlorophylls [1]).

Am 10. Juni trieben noch alle drei Pflanzen weiter.

Mittlere Lebendgewichte der am vollkommsten ausgebildeten Blätter.

N	1.030 g
E	1.033 g
S	1.061 g

Lebendgewicht des ganzen Laubes.

N	36.85 g
E	51.52 g
S	61.88 g

Auch an *Amorpha* wurden am N-Standorte weitaus gedrungener gebaute Sprosse als auf dem E- und S-Standorten beobachtet. Auch hier zeigte sich also, daß die Internodien der nur im diffusen Lichte gestandenen Pflanzen bei sonst normaler Ausbildung des Laubes eine auffallend geringere Länge als an jenen Standorten hatten, wo sie der direkten Sonnenstrahlung ausgesetzt waren.

Die mitgeteilten, auf *Amorpha* bezügnehmenden Beobachtungen lehren, daß die Laubsprosse im ausschließlich diffusen Lichte zur

[1]) Wiesner, Schutz des Chlorophylls (1876).

normalen Entwicklung gelangen, selbst wenn der Anteil dieses Lichtes nur den dritten bis vierten Teil des gesamten diffusen Lichtes beträgt. Die direkte Sonnenstrahlung hat auch in diesem Falle keine spezifische Wirkung hervorgebracht, sondern nur beschleunigend und begünstigend auf das Wachstum gewirkt.

Auch mit kraut- und staudenartigen Gewächsen habe ich Versuche zu dem Zwecke angestellt, um zu erfahren, wie sie sich im Laufe ihrer Entwicklung dem diffusen und dem gemischten Sonnenlichte gegenüber verhalten[1]). Die Versuche wurden mit in Töpfen gezogenen Pflanzen vorgenommen, welche nach N., S., E. und W. orientiert und so aufgestellt waren, daß jede Pflanze etwa den vierten Teil des gesamten diffusen Tageslichtes erhielt. Die nach N. orientierte Pflanze stand ausschließlich unter der Wirkung des diffusen Lichtes. Kein Sonnenstrahl traf sie vom Anfang ihrer Entwicklung an bis ans Ende. Die Versuchspflanzen waren *Reseda odorata*, *Impatiens Balsamina*, *Ipomaea purpurea*, *Tropaeolum majus* und *Sedum acre*.

Alle diese Pflanzen gelangten zum Blühen und zum Fruchten, mit Ausnahme von *Sedum acre*, welche auf dem Nord-Standorte wohl, was die Vegetationsorgane anlangt, gedieh, aber nicht zur Blüte kam. Alle zur Blüte gelangten Pflanzen brachten keimfähigen Samen hervor. Es zeigte sich eine ähnliche Förderung dieser Pflanzen in der Sonne, wie wir sie bei der Buche und bei *Amorpha fruticosa* kennen gelernt haben. Aber eine spezifische Wirkung der direkten Sonnenstrahlen wurde nicht beobachtet, mit Ausnahme von *Sedum acre*, welche auf dem N-Standorte, wie wir gesehen haben, nicht zur Blüte zu bringen war. Doch darf nicht übersehen werden, daß die Versuchspflanze nur etwa dem vierten Teile des gesamten diffusen Tageslichtes ausgesetzt war. Es bleibt immer noch die durch das Experiment nur schwer zu lösende Frage übrig, wie sich *Sedum acre* verhalten würde, wenn es dem gesamten diffusen Tageslichte während der ganzen Vegetationsperiode ausgesetzt bliebe.

Aus all den vorgeführten Versuchen ergibt sich, daß, so wichtig das diffuse Tageslicht für die Pflanze ist, doch Pflanzen existieren, welche während eines bestimmten Entwicklungszustandes oder während ihrer ganzen Entwicklung durch die Mitwirkung des direkten Sonnenlichtes gefördert werden.

Die Frage, welche kraut- und staudenartigen Gewächse aus der Mitwirkung des direkten Sonnenlichtes Nutzen ziehen, läßt sich noch nicht allgemein beantworten. Aus meinen bisherigen Untersuchungen

[1]) Compt. rend. (1896).

ergibt sich aber doch schon, daß die Pflanzen des arktischen und alpinen Gebietes, letztere in höherem Maße als die ersteren, aber rücksichtlich großer Höhen doch nur bis zu einer bestimmten Grenze, ferner die freiexponierten Pflanzen unserer Frühlingsflora aus direkter Besonnung in ihrer Entwicklung und Ausbildung Nutzen ziehen. Alle durch die direkte Sonne in ihrer Entwicklung geförderten Pflanzen haben, soweit meine bisherigen Beobachtungen reichen, das höchstmögliche Lichtgenußmaximum (L = 1). Allein unter den Pflanzen, bei welchen L = 1 ist, gibt es zahllose insbesondere Steppen- und Wüstenpflanzen, aber auch andere Gewächse trockener freier Standorte, welche durch ihre Schutzeinrichtungen gegen starke Sonnenstrahlung zeigen, daß die direkte Sonnenstrahlung ihnen nicht, oder nur bis zu einer gewissen, wahrscheinlich immer nicht weit gelegenen Grenze zu gute kommt. Damit ist aber die Frage über den Nutzen der direkten Strahlung für die Pflanze noch lange nicht endgültig gelöst und es wird in der Folge nötig sein, durch das Experiment, wie ich dies bezüglich einiger Holzgewächse und einiger kraut- und staudenartigen Pflanzen getan habe, zu entscheiden, ob und im Bejahungsfalle in welchem Grade Pflanzen durch das direkte Sonnenlicht gefördert werden[1]).

Auf einen merkwürdigen und wichtigen einschlägigen, bisher unbeachtet gebliebenen Fall der Mitwirkung des Sonnenlichtes bei der normalen Entwickluug der Bäume soll hier noch kurz hingewiesen werden. Ich meine die bekannte »Reinigung des Stammes«, oder wie ich allgemein sagen möchte, den akropetalen Asttod: das Absterben der Äste am Hauptstamme von unten nach oben und der Seitenzweige an den Ästen in der Richtung von der Basis gegen die Spitze zu. Das Sonnenlicht fördert die Transpiration grüner Organe[2]). Mit der Entwicklung des Baumes wird nach und nach ein Teil der Äste und Zweige dem Sonnenlichte entzogen, deren Blätter immer schwächer und schwächer transpirieren. Schon dadurch wird das diese Blätter tragende Holz wasserärmer. Es tritt aber zu dem noch die korrelative Transpiration[3]), bei welcher grüne, stark transpirierende Organe andern schwächer transpirierenden einen Teil des Wassers entziehen. So wird der beschattete Ast, bez. der beschattete Zweig immer wasserärmer und stirbt endlich ab.

Es ist hier auch am Platze, zu erwähnen, daß zahlreiche Bäume existieren, welche das von der Sonne direkt und reichlich bestrahlte Laub panphotometrisch, das innere nur wenig oder gar nicht von

[1]) Ausführlicher wird die Materie dieses Paragraphen in meinen Photometr. Unters. IV (1904) abgehandelt.

[2]) Wiesner, Licht und Transpiration (1877).

[3]) Wiesner, Korrelative Transpiration (1905).

der Sonne getroffene Laub euphotometrisch ausbilden. Infolge dieser Einrichtungen wird an der Außenseite der Krone ein Teil des Sonnenlichtes abgewehrt, während im Innern der Krone die größte Lichtökonomie herrscht. Ähnlich so verhalten sich auch einige kraut- und staudenartige Gewächse, welche auf sehr sonnigen Standorten das Laub panphotometrisch, an schattigen euphotometrisch ausbilden, also befähigt sind, wenn nötig, einen Teil des direkten Sonnenlichtes abzuwehren. Beispiele hierüber werden in später folgenden Abschnitten gegeben werden.

Endlich muß ich hier noch an meine Auseinandersetzungen erinnern, welche ich im vorigen Abschnitte über das Verhältnis des direkten Lichtes zum diffusen bei beschränktem Himmel vorgebracht habe (S. 58). Da das direkte Licht, wohin es auch scheinen möge, (bei gleichem Sonnenstande) die gleiche Stärke aufweist, hingegen das diffuse Licht von der Größe und Lage des Himmelsstückes, welches beleuchtend wirkt, abhängig ist, so wird es verständlich, daß das Verhältnis der Lichtstärke dieser beiden Lichtarten ein außerordentlich verschiedenes sein wird.

An der genannten Stelle wurde schon hervorgehoben, daß das eine im Zimmer befindliche Pflanze bescheinende direkte Sonnenlicht 10 mal, ja 100 mal stärker sein kann, als das gleichzeitig wirkende diffuse Licht, während bei freier Exposition das direkte Sonnenlicht bei uns d. i. in mittleren Breiten und bei geringer Seehöhe höchstens nur doppelt so stark als das diffuse Licht werden kann.

Es ist deshalb einzusehen, daß auch bei im Freien vorkommenden Gewächsen das Verhältnis der Stärke des direkten zum diffusen Lichte großen Veränderungen je nach dem Vorkommen der Pflanze oder je nach der Lage ihrer Organe unterworfen sein muß. An einem freistehenden Baume werden die am Gipfel befindlichen Blätter etwa jenem Verhältnis von direktem und diffusem Lichte unterworfen sein, welches bei freier Exposition herrscht. Nehmen wir der Einfachheit halber ein Verhältnis von 1 : 1 an. Wenn nun das Minimum des Lichtgenusses dieses Baumes $\frac{1}{50}$ wäre, so ist ein im Minimum der Beleuchtung stehendes Blatt dieses Baumes, wenn es von der Sonne getroffen wird, in der Art beleuchtet, daß sich die Stärke des direkten Sonnenlichtes zu jener des diffusen verhält wie 100 : 1.

Dieses Beispiel wird uns klar machen, wie das Verhältnis der Stärke des diffusen Lichtes zum direkten Sonnenlichte in der Natur wechseln kann. Theoretisch läßt sich über die Wirkung dieses Verhältnisses nichts aussagen, da bisher noch gar keine Versuche über die Wirkung des reinen direkten Lichtes auf die Pflanze vorliegen. Auch empirisch ist nach dieser Richtung noch gar nichts festgestellt worden.

6. Lichtqualität in der Baumkrone und im Baumschatten.

Bei Bestimmung des Lichtgenusses vergleicht man die Stärke des gesamten Tageslichtes mit dem auf dem Pflanzenstandorte herrschenden, wobei auch Rücksicht zu nehmen ist auf die Lichtstärke, welche einer Pflanze auf schattigem Standorte oder einem in der Laubkrone befindlichen Blatte zu gute kommt. Dabei wird aber die Voraussetzung gemacht, daß diese beiden Lichtarten (Tag- und Schattenlicht) qualitativ miteinander übereinstimmen, mit anderen Worten, daß dieselben die gleiche spektrale Zusammensetzung haben. Inwieweit diese Voraussetzung zutrifft, soll jetzt geprüft werden.

Daß ein Teil des auf das Blatt fallenden Tageslichtes absorbiert wird und daß das vom Blatte durchgelassene Licht eine andere spektrale Zusammensetzung hat als das auffallende, ist selbstverständlich. Aber es kann sich nur darum handeln, zu erfahren, ob der Anteil dieses beim Durchgang durch das Blatt modifizierten Lichtes mit Rücksicht auf die Genauigkeit meines Verfahrens in Rechnung zu stellen ist oder ob er gänzlich oder bis zu einer bestimmten Grenze vernachlässigt werden könne.

Es ist in dieser Beziehung zu beachten, daß der freie nach außen offene Lichtraum einer Baumkrone enorm groß ist gegenüber der Blatt- und Stammsubstanz. So ist der freie nach außen offene Lichtraum eines Ahorns (*Acer Pseudoplatanus*) 670 mal, der einer Pappel (*Populus monilifera*) etwa 1000 mal größer als die feste Substanz der betreffenden Baumkrone gefunden worden. Die Menge des in diese Krone einstrahlenden, von allen Seiten herkommenden Lichtes ist mithin eine große und es ist von vornherein wahrscheinlich, daß die Menge desselben gegenüber dem durch Absorption modifizierten Lichtes eine beträchtliche sein wird. Es wurde durch Absorptionsversuche, ferner durch direkte spektroskopische Prüfung des Außen- und Innenlichtes von stark schattengebenden Bäumen gefunden, daß bis zu einer Schwächung des Tageslichtes in der Baumkrone auf $\frac{1}{80}$ (bei einer Lichtstärke des gesamten Tageslichtes von 0.5 — 1.0) eine Änderung der spektralen Zusammensetzung nach meiner Methode nicht nachzuweisen ist[1]).

Ich habe in jüngster Zeit noch einen andern Weg eingeschlagen, um die spektrale Zusammensetzung von Außenlicht und Schattenlicht zu vergleichen. Ich bediente mich hierzu des Normal- und des Rodamin B-Papiers (s. oben S. 28). Während auf das erstere nur Blau-Ultraviolett reagiert, wird das letztere durch Rot-Ultraviolett

[1]) Näheres hierüber in meinen Abh. über den Lichtgenuß der Pflanzen von Wien, Kairo und Buitenzorg (1895) S. 612—617.

beeinflußt, wobei aber Gelb zu besonders starker Wirkung gelangt. Es wurde nun das Normalpapier neben Rhodamin B-Papier so lange der Einwirkung des gesamten Tageslichtes ausgesetzt, bis auf dem ersteren der 3er Ton erreicht wurde. Beide Papiere wurden sodann dunkel gestellt. Nun wurde derselbe Versuch im Baumschatten verschiedener Tiefe durchgeführt und dabei stets die chemische Lichtstärke gemessen. Die im Schatten durch das Licht gefärbten Papiere wurden gleichfalls nach Beendigung des Versuches gegen das Licht geschützt. Nunmehr wurde unter Beobachtung der nötigen Vorsichten die Töne, welche auf dem Rhodaminpapier erschienen waren, untereinander verglichen und vorsichthalber auch die gefärbten Normalpapiere, um gewiß zu sein, daß in allen Fällen die gleiche Lichtmengen auf die Versuchspapiere aufgefallen war. Es zeigte sich nun, daß nicht nur die Färbungen der Normalpapiere, sondern auch die der Rhodaminpapiere untereinander übereinstimmten. Hieraus ist der Schluß zu ziehen, daß die spektrale Zusammensetzung des Lichtes (zwischen Rot und Ultraviolett) im Schatten dieselbe war, wie im Außenlichte. Durch die weitere Ausdehnung des Versuches auf Baumschatten verschiedener Intensität ergab sich, daß bis zu einer Reduktion des Schattenlichtes auf $\frac{1}{80}$ des Außenlichtes eine Änderung der spektralen Zusammensetzung des Lichtes nicht nachweisbar ist, wenn von der Morgen- und Abendbeleuchtung abgesehen wird, da bei niederen Sonnenständen sich selbst nach dieser rohen Methode ein Überschuß von schwachbrechbarem (insbesondere von rotem) Lichte herausstellt. Innerhalb der Grenzen der Genauigkeit meiner Methode und unter Ausschluß der Beleuchtung bei niederen Sonnenständen ist also die gleiche spektrale Zusammensetzung des Lichtes bis zu einer Lichtreduktion von $\frac{1}{80}$ des Außenlichtes anzunehmen. Wenn also z. B. die photochemische Intensität des Innenlichtes einer Baumkrone $= \frac{1}{70}$ gefunden wird, so darf ich annehmen, daß die sog. chemischen Strahlen im Vergleiche zum Außenlicht eine Reduktion von $\frac{1}{70}$ erfahren haben. Ich darf aber nach diesen Versuchen auch annehmen, daß das Licht (überhaupt genau gesagt das Licht von Rot bis Ultraviolett) innerhalb der Krone auf $\frac{1}{70}$ reduziert wurde.

Unterhalb $\frac{1}{80}$ ist die Bestimmung des relativen Lichtgenusses aber mit einem kleinen Fehler behaftet. Solche geringe Lichtintensitäten kommen aber bei Lichtgenußbestimmungen nur selten in Betracht.

Was hier von der Qualität des innerhalb der Baumkrone herrschenden Lichtes gesagt wurde, läßt sich ohne weiteres auch auf das natürliche Schattenlicht, das im Walde, in Auen, unter Gebüsch herrscht, übertragen. Wenn also z. B. das Minimum des Lichtgenusses einer nur im Schatten vorkommenden Pflanze $= \frac{1}{70}$ gefunden

wurde, so darf ich annehmen, daß dieser Wert nicht nur dem 70. Teile des sog. chemischen Lichtes, sondern auch dem 70. Teil des Lichtes überhaupt entspricht. Dabei muß aber immer im Auge behalten werden, daß ein möglicher Fehler von 8 (± 4) ja 10 (± 5) Prozent stattfinden kann.

7. Beleuchtung der ganzen Pflanze. Lichtraumnutzung.

Es war bisher nur davon die Rede, wie die Laubblätter sich zum Lichte stellen. Wir fanden, daß die Blätter entweder gar keine bestimmte Lage zum Lichte annehmen (aphotometrische Blätter) oder sich zum Lichte in einer bestimmten Weise orientieren, nämlich die »fixe Lichtlage« erreichen, dabei aber entweder oligophotometrisch, panphotometrisch oder euphotometrisch ausgebildet sind. Von Variationsbewegungen wurde dabei einstweilen abgesehen.

Auch andere Organe orientieren sich dem Lichte gegenüber: Stengel und Wurzeln, die sich entweder dem Lichte zuwenden (positiver Heliotropismus) oder von demselben abwenden (negativer Heliotropismus). Dies sind also auch photometrische Organe. Doch gibt es auch aphotometrische Stengel und Wurzeln.

In allen diesen Fällen orientiert sich das Organ in der Weise, daß es eine bestimmte Richtung zum Lichte einnimmt. Die heliotropischen Organe haben die Tendenz, sich in die Richtung des Lichteinfalles, die Laubblätter hingegen, wenn sie überhaupt photometrisch sind, mehr oder minder genau senkrecht auf das Licht zu stellen, in Modifikationen, welche schon oben genau erörtert wurden. Indem man aber die Pflanze als Ganzes in ihrem Verhältnis zur Beleuchtung ins Auge faßt, komplizieren sich zumeist die Verhältnisse; man kommt mit der Beachtung bloßer linearer Verhältnisse nicht aus, sondern muß auf Raumverhältnisse Rücksicht nehmen. Man erkennt, daß die Pflanze, indem sie sich im Raume entfaltet, ihre Organe den im Raume sich darbietenden Lichtverhältnissen unterordnet, sich denselben anpaßt, sei es durch zweckmäßige Ausnutzung, sei es durch zweckmäßige Abwehr des Lichtes. Ich habe diese Anpassung der räumlichen Ausbildung der Pflanze an die Beleuchtungsverhältnisse des Raumes früher schon als »Lichtraumnutzung« bezeichnet[1]), ohne damals näher in diesen Gegenstand einzugehen.

Auch in der Lichtraumnutzung zeigt sich wieder die Bedeutung des diffusen Lichtes. Es läßt sich nämlich nachweisen, daß die Lichtraumnutzung eine Anpassung an das Himmels- und nicht an das direkte Sonnenlicht ist. Da die unter dem Einflusse der Beleuchtung

[1]) Ber. der Deutschen Botan. Gesellsch. Generalversammlungsheft I S. 84 ff. (1902).

zustandekommende Ausgestaltung der Pflanze einen stationären Zustand darstellt, so kann derselbe nicht durch die am Tage unaufhörlich wechselnde Richtung des direkten Sonnenlichtes hervorgerufen werden.

Am deutlichsten spricht sich die Lichtraumnutzung im Blattstellungsgesetze aus. Wir finden hier, mag der beblätterte Stamm der Pflanze aufrecht sein, also dem stärksten Oberlichte zustreben, oder als Haupt- oder Seitensproß eine andere Richtung einschlagen, daß die Anordnung der Blätter so getroffen ist, daß jedes Blatt der möglichst günstigsten Beleuchtung ausgesetzt erscheint. Bei $\frac{2}{5}$ deckt schon das 6. Blatt das erste, so daß es ihm das Zenithlicht völlig entzieht; bei $\frac{3}{8}$ deckt das 9. Blatt das erste usw. fort, so daß einzusehen ist, es müsse der Grenzwert der Reihe, $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$, bei der größten Zahl von an einem vertikalen Sproß befindlichen Blättern die für die Beleuchtung der Blätter günstigste Divergenz bilden; denn hier nimmt, um theoretisch zu sprechen, erst das Blatt ∞ dem untersten Blatte das Zenithlicht vollständig weg[1]).

Ich habe diese Verhältnisse der Beleuchtung des natürlich angeordneten Blattes experimentell geprüft und verweise auf meine diesbezüglichen Untersuchungen. Hier möchte ich nur, um zu zeigen, daß das Endblatt eines Zyklus relativ viel Licht den darunter liegenden entzieht, ein Beispiel für die $\frac{3}{8}$-Stellung anführen.

In der nachfolgenden Zusammenstellung bedeuten die fortlaufenden Zahlen 0, 1, 2 usw. nach $\frac{3}{8}$ angeordnete Blätter an einem vertikalen Sproß, von oben nach unten gezählt, und die nebenstehenden Zahlen die relativen Lichtintensitäten, welche an der Blattoberseite beobachtet wurden, bei gleicher Neigung der Blätter zum Horizont. In der dritten Kolonne stehen die Differenzen in der Beleuchtung zweier aufeinander folgender Blätter. Diese Differenzen sollen hauptsächlich lehren, welchem Lichtentzug ein Blatt anheimfällt, wenn es genau unter das Anfangsblatt des Zyklus zu stehen kommt. Diese Blätter, an welchen die Beleuchtung sich gewissermaßen sprungweise ändert, sind in der Zusammenstellung mit 8 und 16 bezeichnet. Es ist nunmehr einzusehen, daß in dem Falle, als die Divergenz $= \frac{3-\sqrt{5}}{2}$ wäre, oder anders ausgedrückt, der

[1]) In meinen diesem Gegenstand gewidmeten Abhandlungen: Zur Biologie der Blattstellung, Biol. Zentralblatt 1903 (s. auch Ber. d. D. Bot. Ges. 1902) habe ich den Gegenstand allgemein behandelt, während ich in der obigen Auseinandersetzung bloß auf den einfachsten, freilich auch häufigsten Fall, nämlich bloß auf die Reihe $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$ . . . . $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ reflektierte.

Zyklus gar keinen Abschluß fände, mithin kein Blatt einem unterstehenden das Zenithlicht vollständig entziehen würde, eine solche sprungweise Änderung der Beleuchtung nicht eintreten könnte, sondern ganz allmählich und gleichmäßig die Beleuchtung der Blätter von oben nach unten abnehmen müßte.

0	100	△
1	99	1
2	97	2
3	91	6
4	91	0
5	86	5
6	80	6
7	74	6
8	60	16
9	59	1
10	52	7
11	49	3
12	42	7
13	38	4
14	32	6
15	30	2
16	20	10
17	19	1

Die Lichtraumnutzung wird an vertikalen Sprossen noch durch zahlreiche Form- und Größenverhältnisse der Blätter unterstützt. Langgestielte Blätter gestatten eine starke Beleuchtung des darunterliegenden Laubes durch Oberlichtanteile. Die Kleinheit, insbesondere die Schmalheit der Blätter verhindert starken Lichtentzug. Große sitzende Blätter bedingen begreiflicherweise die größte Verdunklung des darunterliegenden Laubes. Solche große sitzende Blätter nehmen aber in der Regel den untersten Platz an der Achse ein. Nach oben hin nehmen die Blätter an solchen vertikalen Achsen gewöhnlich an Größe ab, was für die Beleuchtung der unteren Blätter ein günstiges Verhältnis ist. Je kürzer die Internodien sind, desto stärker ist unter sonst gleichen Verhältnissen der Lichtentzug, den obere Blätter auf untere ausüben. Kurze Internodien können beispielsweise bei $\frac{1}{2}$-Stellung nur dann bestehen, wenn die in solcher Art angeordneten Blätter aphotometrisch sind, was bei allen nicht baumförmigen Gräsern die Regel bildet.

Um den Einfluß des Lichtentzuges, welchen untere Blätter durch obere erfahren, experimentell zu prüfen, diente ein Apparat, an

welchem nach $\frac{1}{2}$ gestellte Blätter gleicher Art künstlich so angeordnet wurden, daß die Blätter in verschiedener Entfernung übereinander zu liegen kamen.

	Gemessene Intensität	Vergleichszahlen
Oberstes Blatt (im vollen Tageslichte)	0.635	100
Ein 2 cm tiefer situiertes Blatt . . .	0.056	8.8
„ 6 „ „ „ „ . . .	0.149	23.4
„ 10 „ „ „ „ . . .	0.523	82.3

Je länger also die Internodien sind, desto mehr Licht wird bei gleicher Größe der Blätter den tiefer stehenden Blättern zugeführt.

Die $\frac{1}{2}$-Stellung ist nur dann für die Beleuchtung an aufrechten Stengeln günstig, wenn die ganze Achse nicht mehr als zwei Blätter trägt, was bei zahlreichen zumal monocotylen Pflanzen (*Listera ovata*, *cordata*, *Platanthera bifolia*, *Galanthus nivalis* usw.) der Fall ist. — Und noch ein anderer merkwürdiger Fall ist hier zu nennen, ich meine die »reitenden Blätter« z. B. der Iris-Arten, welche groß und dabei photometrich sind, unmittelbar übereinander stehen und sich doch nicht im Lichtgenusse stören. Aber hier stehen die Blattflächen mehr oder minder aufrecht, sind vom Oberlichte unabhängig und ganz auf das Vorderlicht angewiesen.

An geneigten oder horizontal liegenden Achsen ist die $\frac{1}{2}$-Stellung die vorteilhafteste. Hier ist die $\frac{1}{2}$-Stellung entweder ein angeborenes Stellungsverhältnis, wie z. B. bei den Seitenzweigen aller amphitroph[1]) sich verzweigenden Holzgewächse, z. B. der Linde, oder sie geht sekundär durch Drehung der Internodien oder der Blätter selbst aus andern Stellungsverhältnissen hervor, wie man an den Seitensprossen fast aller Gewächse mit decussierter Blattanordnung sehen kann. Aber auch an anderen Pflanzen, z. B. an am Boden kriechenden Stengeln von *Convolvulus arvensis*, deren Blätter nach $\frac{3}{8}$ oder höheren Stellungsverhältnissen angeordnet sind, werden durch Drehung der Stengelglieder die Blätter zweireihig. Hier wie immer, wenn $\frac{1}{2}$-Stellung an schiefen oder horizontalen Sprossen herrscht, ist die Anordnung der Blätter lateral. Diese laterale $\frac{1}{2}$-Stellung sichert den Blättern an schiefen oder horizontalen Achsen den größten Lichtgenuß, während die mediane $\frac{1}{2}$-Stellung für sie die denkbar unvorteilhafteste wäre.

So ist für die geneigte oder horizontale Achse die laterale $\frac{1}{2}$-Stellung mit Rücksicht auf die Beleuchtung die denkbar vorteilhafteste, während, wie wir gesehen haben,

[1]) Wiesner, Anisomorphie (1892).

das Stellungsverhältnis $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ für die vertikale Stellung der Achse die größte Lichtausnützung der Blätter gestattet.

Es erweisen sich also die Grenzglieder der Stellungsreihe je nach den gegebenen Verhältnissen für die Pflanze als vorteilhaft und gerade die Anpassung der Pflanze an die natürlichen Beleuchtungsverhältnisse kommt hier zu scharfem Ausdruck.

Eingehende Beobachtungen lehren uns aber in bestimmten Fällen auch die Zweckmäßigkeit von Zwischengliedern der Stellungsreihe und zwar wieder mit Rücksicht auf die Beleuchtungsverhältnisse kennen.

Ich wähle zur Illustrierung dieser Verhältnisse die Ausbildung der Blattrosetten unserer drei gemeinsten *Plantago*-Arten: *Plantago major* (kleinblättrige Form, auf trockenem sandigem Boden wachsend), *P. lanceolata* (vom gleichen Standorte) und *P. media* (auf mäßig feuchtem Wiesengrunde wachsend).

Plantago major bildete unter den genannten Bedingungen eine Rosette grundständiger Blätter, welche sich nur aus fünf ausgebildeten lebenden Blättern zusammensetzt. Die Blätter sind ausgesprochen euphotometrisch. Zwischen diesen Blättern befinden sich große Lücken. Die älteren Blätter waren von den jüngeren vollständig bedeckt und gingen infolgedessen rasch zugrunde. Man ersieht, daß hier die Anordnung der Blätter der Divergenz $\frac{2}{5}$ angenähert entspricht. Wären hier höhere Divergenzwerte zur Ausbildung gelangt, so wäre eine partielle Deckung der Blätter eingetreten, welche die Blätter dieser Pflanze aber nicht vertragen, wie die Beobachtung lehrt. So beschränkt sich also die Pflanze auf eine Zahl von Wurzelblättern, welche sich unter den gegebenen Verhältnissen erhalten können, und vernichtet den Überschuß vollständig, ohne unnütz halbgedeckte Blätter hervorzubringen, welche ja doch rasch zugrunde gehen müßten.

Plantago media zeigt ein ganz anderes Verhalten. Die Wurzelblätter bilden eine geschlossene, gleichfalls aus genau euphotometrischen Blättern zusammengesetzte Rosette, d. h. zwischen den Blättern befindet sich keine Lücke. Aber auch hier ist keine vollständige Mosaikbildung im Sinne Kerners[1]) eingetreten, denn einzelne Blatteile sind gedeckt. Die Blätter dieser Pflanze verhalten sich ganz anders als die der vorigen Pflanze, sie ertragen diese Deckung ohne Schädigung. Innerhalb einer jeden Blattrosette betrug die bedeckte Partie der Blätter bis 10 Prozent. Die Zahl der Blätter

[1]) Kerner, Pflanzenleben, Bd. I S. 380.

jeder Rosette belief sich auf 10—13. Der Zyklus war nirgends abgeschlossen, so daß man annehmen muß, daß die Divergenz einem Werte entsprach, der über $\frac{5}{13}$ gelegen war.

Bei *Plantago lanceolata* fand ich Verhältnisse der Blattanordnung, welche von denen der beiden früher genannten Species verschieden waren. Die Blätter sind wohl auch euphotometrisch. Aber die Zahl der lebenden Blätter einer Rosette betrug 15—22. Diese schließen nicht lückenlos aneinander. Der freie Raum zwischen den Blättern war aber nicht so groß wie bei *P. major* und betrug etwa 6 Prozent. Auch wenn 22 Blätter zur Ausbildung gelangt waren, stand das jüngste nicht über dem Anfangsblatt. Die Divergenz entsprach also nicht dem Werte $\frac{8}{21}$, sondern einem in der Divergenzreihe höher gelegenen.

Ändern sich die Beleuchtungs- und Ernährungsverhältnisse, so ändern sich die Divergenzen und die Lichtraumnutzung wird eine andere. Auf fruchtbarem Boden werden die Blätter von *Plantago major* größer und zahlreicher, sie erheben sich und verlieren den euphotometrischen Charakter. Es wird Lichtraum für die nachwachsenden Blätter geschaffen und mit der Vermehrung der am Leben bleibenden Blätter steigt der Divergenzwert. Ähnlich so verhält sich auch *P. lanceolata*. Wenn *P. media* ausnahmsweise in starker Beschattung zur Ausbildung gelangt, so werden die Wurzelblätter schmäler, die Divergenz vereinfacht sich, es treten zwischen den Blättern Lücken in der Rosette auf, da unter diesen Verhältnissen die Pflanze die gegenseitige Bedeckung der Blätter nicht verträgt.

Lichtraumnutzung der Bäume. Je reichlicher die Verzweigung und Belaubung eines Gewächses ist, desto ökonomischer wird es die ihm aus verschiedenen Richtungen in verschiedenen Stärken zufließende Lichtmenge auszunützen streben und desto wirtschaftlicher auszunützen vermögen, je vollkommener der photometrische Charakter des Laubes zur Ausbildung gelangt ist. Diese Verhältnisse treffen bei Laub- und Nadelbäumen zu, natürlich in den allerverschiedensten Graden, je nach der photometrischen Ausbildung der Blätter.

Die Krone der Bäume ist entweder geschlossen oder in bestimmter Weise partieenweise offen. Um zunächst nur von den Nadelbäumen zu sprechen, bietet die Zypresse uns ein Beispiel einer geschlossenen, die Fichte oder die Araucarie ein Beispiel einer offenen Krone dar. In die geschlossene Krone kann das Licht nicht so tief wie in die offene eindringen. In hohen typischen Zypressen mit einem mittleren Kronendurchmesser von 2—3 m reichten die mit

lebenden Blättern besetzten Sprosse nur etwa 15—25 cm in die Tiefe, die übrige Innenmasse ist völlig blattloses oder nur mit toten Blättern besetztes Holz[1]). In die Etagen der Krone einer Fichte oder einer Araucarie dringt das Licht tief ein, und vermag die Oberseite der Äste bis in große Tiefen der Krone genügend zu beleuchten.

Die offene Krone ist verschieden ausgebildet. Der häufigste Typus ist der eben vorgeführte. Die Krone ist in Etagen gegliedert. Man kann Bäume, welche diesen Typus der offenen Krone darbieten als schichtkronig bezeichnen. Die Schichtkronigkeit ist entweder ein angeborenes Verhältnis, sie kam phylogenetisch zustande, oder sie entsteht bei vielen Laubbäumen in der Ontogenese und zwar dadurch, daß einzelne Partien der Krone schichtweise infolge von Lichtmangel verkümmerten, vertrockneten und als unnütze, abgestorbene Teile vom Baume abgestoßen wurden. Die Beseitigung dieser toten Äste hat für den Baum den Vorteil, daß wieder reichlich Licht in die Krone einstrahlen kann. Der Vorteil, welcher sich für den Baum in der Ontogenese durch diese Art der »Öffnung der Krone« einstellt, ist genau derselbe, den die phylogenetisch erworbene Schichtkronigkeit darbietet. Wir haben hier einen charakteristischen Fall von ontogenetisch-phylogenetischer Parallelerscheinung vor uns, welche morphologisch und physiologisch gleichwertig ist, aber einerseits auf in der Ontogenese erworbenen, andererseits auf ererbten, oder wenn man will phylogenetisch erworbenen Eigentümlichkeiten beruht[2]).

Sehr häufig kommt die offene Krone in der Art zustande, daß das infolge von Lichtmangel bedingte Absterben der Zweige nicht schichtenweise eintritt, sondern die Krone in einzelne regellos verteilt erscheinende Klumpen zerlegt erscheint, zwischen welchen das Licht reichlich eindringen kann, um die innerhalb des Hauptumrisses der Krone gelegenen inneren Laubpartien genügend zu beleuchten.

Ein charakteristischer Fall der Kronenbildung stellt sich bei manchen *Thuja*-Arten ein: die Krone erscheint in vertikaler Richtung etwa radial gespalten. Vorderlicht verschiedener Richtung (Seitenlicht) ist für die Beleuchtung solcher spaltkronigen Holzgewächse maßgebend; das Oberlicht spielt bei solchen spaltkronigen Gewächsen eine ganz untergeordnete Rolle.

---

[1]) Hat die Zypresse eine Höhe von 10 m und beträgt der Durchmesser der Krone 2.5 m, die Dicke des peripheren grünen Kronenteils 20 cm, so beträgt, wie sich leicht berechnen läßt, das Volumen des grünen Hohlkegels etwa 28, das Volumen der blattlosen oder nur tote Blätter enthaltenden Innenmasse des Baumes, diesen als Kegel angenommen, 72 Prozent.

[2]) Über diese und andere analoge Erscheinungen s. Wiesner, Ontogenetisch-phylogenetische Parallelerscheinungen (1903).

Die Krone der Bäume gestaltet sich in der Weise aus, daß sie die Hauptmasse des Lichtes von oben bekommt (Oberlichtbäume), oder daß ihr hauptsächlich das Vorderlicht zufließt (Vorderlichtbäume), oder endlich der gewöhnlichste Fall, daß ihr alle Regionen des Himmels in angenähert gleichem Maße Licht zuführen. Die oftgenannten Schirmbäume sind Oberlichtbäume; z. B. die Schirmakazie der ostafrikanischen Savanne[1]). Klassische Beispiele von Vorderlichtbäumen sind *Ravenala madagascariensis*[2]) und die typische Zypresse. Erstere ist eine baumartige Scitaminee, welche ihr gesamtes Laub vertikal und fächerförmig ausbreitet; die Zenithstrahlen gehen gewissermaßen an den Blättern vorbei, die Beleuchtung durch senkrechtes Oberlicht ist hier gleich Null und nur das Vorderlicht kommt dem Laube zu gute, insbesondere das geneigt oder horizontal einfallende Licht, welches, wie wir gesehen haben, im Vergleich zum Zenithlicht eine beträchtlich geringere Stärke besitzt. So entgeht dieser tropische Baum trotz der freien Exposition den schädigenden Wirkungen der hochstehenden Sonne des heißen Erdgürtels.

Auch an der Zypresse und allen Bäumen von zypressenartigem Wuchse geht das Zenithlicht vorüber, oder wirkt nur höchst abgeschwächt auf sie ein, während das Vorderlicht zu voller Geltung kommt. Beim Eintritt in die Krone ist dieses Licht im Vergleiche zum Zenithlicht rücksichtlich seiner Stärke schon auf die Hälfte oder auf einen noch kleineren Bruchteil reduziert, um bei tiefem Eindringen in die grünen Laubmassen eine noch weitere Schwächung zu erfahren. All dies bezieht sich aber nur auf das diffuse Licht. Es muß indes bei den Vorderlichtbäumen auch auf das direkte Sonnenlicht Rücksicht genommen werden, welches desto intensiver ist, je höher die Sonne über den Horizont sich erhebt. Das vom hohen Sonnenstande kommende direkte Licht wird bei den Vorderlichtbäumen desto weniger wirken, je kleiner der Winkel ist, den die Strahlen mit der Vertikalen bilden.

Der Zusammenhang zwischen Baumgestalt und natürlicher Beleuchtung wird in einem später folgenden Paragraphen (11) dieses Abschnittes eingehender besprochen werden.

Relative Größe der lichtaufnehmenden Fläche eines Gewächses. Ich möchte hier noch auf ein merkwürdiges Verhältnis der Lichtraumnutzung die Aufmerksamkeit lenken, welches, soweit mir bekannt, noch niemals beachtet wurde, nämlich auf die (ideale)

[1]) S. die von Engler herrührende Abbildung einer Schirmakazie in Schimpers Pflanzengeographie S. 373. Daselbst (S. 291) auch eine schöne Skizze der *Acacia planiformis* aus der südindischen Wüste.

[2]) S. Kükenthals Abbildung dieses Gewächses in Schimper l. c. S. 254.

Oberflächengröße des belaubten Anteils eines Gewächses im Vergleiche zur Oberflächengröße aller Blätter dieses Anteils.

Ein Beispiel wird die Frage, um die es sich handelt, deutlicher machen. Ich will das genannte Verhältnis beispielsweise an einem Baume feststellen. Ich denke mir eine tangierende Fläche um die Krone des Baumes gelegt. Diese Fläche, ich bezeichne sie als maximale Lichtfläche, ist ein Maß für die Menge des Gesamtlichtes, welches der Pflanze zufließt. Es ist ein Maximumwert. Mehr Licht, als auf diese maximale Lichtfläche fällt, kann der Pflanze nicht geboten werden. Diese Fläche setze ich nun in Vergleich zu der Oberfläche der innerhalb der Krone befindlichen Blätter, wobei ich aber bei gewöhnlichen dorsiventralen Blättern nur auf die Oberseite Rücksicht nehme, also auf jene Seite, welche das einstrahlende Licht empfängt und verwertet. Bei isolateralen Blättern ist aber, da beide Seiten nutzbares Licht erhalten, auf die ganze Blattoberfläche, also auf Ober- und Unterseite, Rücksicht zu nehmen.

Wenn nun das auf das Blatt fallende Licht in seinen Geweben so weit absorbiert wird, daß das durchgelassene Licht auf ein tiefer stehendes nicht mehr physiologisch wirkt, so ist einzusehen, daß die gesamte funktionierende Oberfläche des Laubes der Krone höchstens so groß sein kann, als die maximale Lichtfläche, ein Überschuß des Laubes befände sich im Dunkeln.

In der Tat ist die Lichtabsorption im Laubblatte eine so große, daß das durchgelassene Licht keine oder nur eine minimale physiologische Leistung mehr auszuführen imstande ist. Bekannt sind die schon vor längerer Zeit von Nagamatz[1]) angestellten Versuche, denen zufolge ein durch ein grünes assimilierendes Pflanzenblatt hindurchgegangenes Licht nicht mehr die Fähigkeit hat, in einem ebensolchen normalen Blatte Kohlensäureassimilation zu bewirken. L. Linsbauer[2]) hat in einer sorgfältigen und sehr eingehenden Untersuchung die Stärke der Absorption der sog. chemischen Lichtstrahlen in Laubblättern zahlreicher Pflanzen zahlenmäßig festgestellt. Die Stärke des durchgelassenen sog. chemischen Lichtes ist bei gewöhnlichen Laubblättern eine sehr geringe und sinkt schon bei mäßig dünnen Blättern z. B. von *Cytisus Laburnum* und *Cornus sanguinea* (zum Versuche wurden Sonnenblätter genommen) bei einer Lichtstärke des auffallenden Lichtes = 1 (in Bunsen-Roscoeschem Maße) auf 0.0003. Doch wurden auch höhere Durchleuchtungsgrößen beobachtet.

---

[1]) Zur Kenntnis der Chlorophyllfunktion (1888).

[2]) Durchleuchtung von Laubblättern (1901).

Ich selbst habe einige Versuchsreihen mit Zuhilfenahme von Rhodamin-B-Papier (s. oben S. 28) durchgeführt, wobei ich die Stärke der Absorption fast des ganzen sichtbaren Spectrums verfolgen konnte. Ein Blatt von *Eupatorium adenophorum* ließ im hellen diffusen Lichte nur $\frac{1}{72}$, ein Blatt von *Laurus nobilis* nur $\frac{1}{104}$, ein panachiertes Blatt von *Aucuba japonica* ließ im grünen Anteile $\frac{1}{90}$, im farblosen $\frac{1}{17}$ des auffallenden diffusen Lichtes durch[1]).

Man sieht hieraus, daß tatsächlich die Lichtabsorbtion grüner Blätter eine so beträchtliche ist, daß das durchgelassene Licht keine oder nur eine höchst minimale physiologische Wirkung selbst bei großer Intensität des äußeren Lichtes auszuüben vermag.

Wenn aber die maximale Lichtfläche eine kontinuierliche, sonst normale Laubblattfläche wäre, so würde dieselbe alles Licht aufbrauchen, welches ihr in maximo zufließen könnte. Die gesamte assimilierende Laubblattfläche eines Gewächses kann also im äußersten Falle nur so groß als die maximale Lichtfläche des betreffenden Gewächses sein.

Diese Flächenverhältnisse festzustellen ist eine höchst mühevolle Sache. Dennoch habe ich sie für mehrere Gewächsarten durchgeführt.

Nach allen von mir angestellten Beobachtungen bin ich zu dem Resultat gelangt, daß unter natürlichen Verhältnissen die Gesamtblattfläche eines Gewächses in der Regel kleiner ist als die maximale Lichtfläche. Nur selten wird das Verhältnis 1 : 1 erreicht. Ein dichter Busch von *Viscum album* ergab, wenn ich bloß die Fläche der Blattoberseiten in Rechnung zog, ein Verhältnis 1 : 0.5, d. h. die Blattfläche ist halb so groß als die maximale Lichtfläche. Wenn ich aber mit Rücksicht auf den isolateralen Bau der Bätter von *Viscum album* auch die unteren Blattflächen berücksichtigte, so gelangte ich zu dem Verhältnis 1 : 1, d. h. die gesamte dem Mistelbusch zufließende Lichtmenge wird von ihm absorbiert.

Für Rotbuche ($L_{min} = \frac{1}{60}$) und Roßkastanie ($L_{min} = \frac{1}{37}$[2]) erhielt

---

[1]) Wie gering die Lichtstärke ist, welche noch ein vollständiges Ergrünen ermöglicht, geht aus der Tatsache hervor, daß ein durch das (grüne, nicht panachierte) Blatt von *Aucuba japonica* gegangenes Blatt genügt, um etiolierte Keimlinge zum Ergrünen zu bringen. Wiesner, Lichtgenuß der Vegetation von Wien usw. (1895) S. 614.

[2]) Die auf die Roßkastanie bezugnehmende Zahl berechnete ich aus Beobachtungen, welche ich lange vorher zu ganz anderen Zwecken anstellte. In meiner Abhandlung über den Sommerlaubfall (1904) wurde angegeben, daß der untersuchte Baum 4562 Blätter besaß. Die maximale Lichtfläche des Baumes betrug 74.36 m^2, die gesamte Oberfläche der Blätter 140×4562 $cm^2 = 63.85$ m^2, was einem Verhältnis von rund 1 : 0.8 entspricht.

ich in runden Zahlen das Verhältnis 1 : 0.8, bei der Fichte ($L_{min} = \frac{1}{30}$) 1 : 0.5, bei der Lärche ($L_{min} = \frac{1}{5}$) 1 : 0.2.

Man sieht aus diesen Zahlen, daß die Blattoberfläche allerdings mit dem Minimum des Lichtgenusses sinkt, aber in keiner uns gesetzlich klar entgegentretenden Proportion.

Bei einigen kultivierten Pflanzen, z. B. bei sehr dichtblättrigem Lorbeer (Kugel- und Pyramidenlorbeer) und Pfingstrosen (*Paeonia officinalis*) fand ich die Gesamtblattfläche größer als die maximale Lichtfläche, im Verhältnis 1 : 2 und sogar darüber. Ein Teil der Blätter dieser Gewächse empfängt also von außen so gut wie kein Licht mehr. In der Tat ließ sich das Minimum des Lichtgenusses gar nicht ermitteln; es erschien = 0. Hier wird also ein Blattüberschuß erzeugt, welcher der Pflanze nicht zugute kommen kann, da die dunkelstehenden Blätter nicht assimilieren. Unter natürlichen Verhältnissen scheint ein solcher Überschuß von Laub nicht hervorgebracht zu werden, sondern nur bei üppiger Ernährung und andern künstlich gesteigerten günstigen Vegetationsbedingungen.

8. Beschattung und Verschleierung der Pflanzen.

Nur sehr selten kommt es vor, daß eine Pflanze dem vollen Genusse des gesamten Tageslichtes ausgesetzt ist. Beispielsweise führe ich an, daß die flach am Boden ausgebreiteten Wurzelblätter einer auf völlig ebenem Terrain auftretenden Pflanze einen Lichtgenuß = 1 besitzen.

Die Regel ist aber doch eine Einschränkung dieses höchsten Wertes des Lichtgenusses. Die Einschränkung des Lichtgenusses einer Pflanze wird entweder bedingt durch die Konfiguration des Bodens oder durch einen Teil des eigenen Laubes oder endlich durch andere Gewächse.

Der erste dieser Fälle erfordert keine weitere Erläuterung. Was den zweiten Fall anlangt, so tritt er uns an den Holzgewächsen fortwährend anschaulich entgegen. In der Angabe des Lichtgenusses der Bäume und Sträucher wird auf diese Selbstbeschattung Rücksicht genommen. Denn wenn ich sage, der Lichtgenuß eines Baumes ist gleich $1 - \frac{1}{n}$, so heißt dies, daß das periphere Laub oder genauer gesagt, die oberste Partie der Kronenoberfläche — ebenes Terrain vorausgesetzt — einem Lichtgenuß = 1 unterworfen ist, innerhalb der Krone aber durch das Laub das eintretende gesamte Tageslicht auf den $n$ten Teil reduziert ist.

Bei krautigen Gewächsen, welche von außen das volle Tageslicht genießen, wird die durch das eigene Laub erfolgende Reduktion des Lichtes nicht beachtet; der hierbei begangene Fehler ist in der Regel so klein, daß er vernachlässigt werden kann. Allein bei starker

Belaubung eines solchen Gewächses ist es doch zu empfehlen, das innere Licht zu messen, um sich vor einem größeren Fehler zu bewahren. Doch darauf komme ich bei anderer Gelegenheit zu sprechen.

Die dritte Art der Einschränkung des Lichtgenusses, nämlich durch andere Gewächse, kommt außerordentlich häufig vor, z. B. bei allen Schattenpflanzen.

Gewöhnlich wird aber nur die Stärke des Schattenlichtes, welches in einem Walde, in einer Au oder sonst unter Bäumen oder Gebüsch herrscht, beachtet und als Außenlicht der Bestimmung des Lichtgenusses der Schattenpflanzen zu Grunde gelegt. Hierüber folgen später zahlreiche Beispiele, welche lehren werden, wie tief das Schattenlicht eines Waldes, eines Palmendickichts usw. im Vergleiche zum gesamten Tageslichte sinken kann. Nach der Lichtintensität des Schattens richtet sich die in demselben gedeihende Vegetation. Die Intensität dieses Schattenlichtes kann aber auch so weit sinken, daß es gar keiner grünen phanerogamen Pflanze mehr die Möglichkeit des Bestandes bietet.

Es soll hier noch eine Form des Lichtentzuges betrachtet werden, welche man früher gar nicht beachtet hat, die aber mit Rücksicht auf die Verhältnisse des Lichtgenusses der Pflanzen nicht übergangen werden darf. Ich meine jene Form schwacher Beschattung, welche ich mit dem Namen »Verschleierung« bezeichnet habe.

Ich habe schon vor längerer Zeit auf diese Form des Lichtentzuges hingewiesen[1]). Ich hatte damals namentlich die Lichtverhältnisse der Getreidesaat und der zwischen dem Getreide auftretenden Pflanzen im Auge, ferner Wiesenpflanzen, welche durch benachbarte Gräser in ihrem Lichtgenuß eingeschränkt werden.

Eingehend habe ich den Einfluß der »Verschleierung« auf den Lichtgenuß nur an einer Pflanze genau studiert, nämlich an der in Indiana, Texas und Colorado häufig vorkommenden »Prairie-clower« (*Petalostemon violaceus* = *Kuhnistera purpurea*). Ich fand diese Pflanze in der weiteren Umgebung von Colorado Springs. Namentlich auf dem Wege zu dem »Garden of the Gods« kommt sie auf wenig ansteigenden Hügeln, von Gräsern und Kompositen überwachsen, reichlich vor.

Die Beleuchtung des Standortes erfolgte fast genau durch das gesamte Tageslicht.

Die »Verschleierung« der Blütenstände hatte einen Lichtentzug zur Folge, welcher einem relativen Lichtgenuß $= \frac{1}{1.9}$ entsprach. Stärker war das Laub durch die umgebenden Gräser und Kompositen

[1]) Photometr. Unters. II (1895) und Ph. U. III (1905) S. 412.

verschleiert. Nirgends sah ich die Blätter unter Beleuchtungsverhältnissen, welche einem Lichtgenuß = 1 entsprochen hätten. Als Minimum des Lichtgenusses ergab sich der Wert $\frac{1}{12}$. Unterhalb dieses Wertes erschienen die Blätter vergilbt oder verkümmert.

Der Einfluß der »Verschleierung« auf den Lichtgenuß wäre einer weiteren Untersuchung wert. Auf Saatfeldern und Wiesen bildet er die Regel. Auf den ersteren entziehen nicht nur die Saatpflanzen sich gegenseitig einen Teil des Lichtes, sondern die zwischen dem Getreide auftretenden Unkräuter nehmen den kultivierten Gewächsen einen Teil des Lichtes, und umgekehrt. Die »Dichtigkeit der Saat«, bekanntlich ein wichtiger landwirtschaftlicher Gegenstand, ist ein Problem, welches auch mit Rücksicht auf den Lichtgenuß in die Hand genommen werden sollte, während man bis jetzt hinsichtlich dieser Frage bloß die Raumverhältnisse, die Menge der bei mehr oder minder dichter Saat der einzelnen Pflanze zugute kommenden Bodennahrung und etwa noch bei verschiedenen Saatdichten sich ergebende Unterschiede der Transpiration in Rechnung gezogen hat.

9. Phototrophie.

Die einseitige Wirkung des Lichtes auf die Pflanze prägt sich am deutlichsten im positiven Heliotropismus ihrer Stengel aus. Krautige Gewächse wenden ihre Stengel fast immer dem stärkeren Lichte zu. Es ist dies die als Lichthunger allgemein bekannte Erscheinung, die man auf jedem Fensterbrette sieht, auf welchem Blumen kultiviert werden. Die Sprosse derselben wenden sich von der dunkeln Zimmerseite dem hellen Außenlichte zu.

Wie ich schon vor langer Zeit gezeigt habe, können auch Holzgewächse positiv heliotropisch werden, wie man an Weiden, die in sehr schwachen Lichte gezogen werden und die die Erscheinung des Etiolementes darbieten, leicht konstatieren kann. Aber es ist gar kein Etiolement nötig, damit es bei Holzgewächsen zum Heliotropismus kommt. Holzgewächse, welche einem nur mäßigen Oberlichte und einem ungleichen Vorderlichte ausgesetzt sind, wenden ihre Sprosse häufig dem stärkeren Vorderlichte zu, und zwar durch Heliotropismus. In Höfen, welche mit Bäumen oder Sträuchern bepflanzt sind, kann man diese Erscheinung häufig genug wahrnehmen. Dabei haben diese Holzgewächse durchaus nicht den etiolierten Charakter, die Blätter sind fast ganz normal in der Größe und normal grün gefärbt, die Stengelglieder sind beinahe gar nicht überverlängert. Verfolgt man die Eignung zum Heliotropismus bei den Holzgewächsen eingehender, so kommt man zu dem in biologischer Beziehung

wichtigen Resultate, daß im allgemeinen die Zweige der Bäume viel weniger zum positiven Heliotropismus neigen, als die der Sträucher, was auf den Habitus dieser beiden Formen der Holzgewächse von großem Einfluß ist.

Die einseitige Beleuchtung von Holzgewächsen, namentlich Bäumen, führt oft zu Orientierungen derselben zum Lichte, welche man auf den ersten Blick auf positiven Heliotropismus zurückzuführen geneigt wäre, die aber auf ganz anderen Ursachen beruhen. Einseitig beleuchtete Bäume neigen ihren oft mächtig entwickelten Stamm gegen die Seite der stärkeren Beleuchtung, was man bei aufmerksamer Betrachtung an in Straßen laufenden Alleen sehr oft zu sehen Gelegenheit hat. Der Heliotropismus kommt bekanntlich nur an Stengelgliedern zur Geltung, die noch im Längenwachstum begriffen sind. Wenn eine Föhre stark einseitig beleuchtet ist, so neigt sich der einjährige Sproß mehr oder minder stark gegen das Licht. Diese Neigung wird später nicht ausgeglichen und so kann dieser Baum tatsächlich infolge Heliotropismus der jüngsten Glieder des Hauptsprosses auch im späteren Jahre zum Lichte hinneigen. Es gibt aber zahllose Baumarten, deren Stämme erst in späteren Jahren sich oft in der auffälligsten Weise dem stärksten Lichte zuneigen. Das Längenwachstum der sich vorneigenden Stammteile hat längst aufgehört und sie unterliegen nunmehr dem Dickenwachstum. Hier kann also Heliotropismus nicht die Ursache der Orientierung des Baumstammes zum Lichte bilden. Geht man auf den Grund dieser Erscheinung ein, so kommt man zu dem Resultate, daß es das Übergewicht der auf der Lichtseite des Baumes zur Ausbildung gekommenen Laubmasse ist, welches den Stamm gegen das stärkste Licht hinbeugt (Fig. 16).

Diese einseitige Förderung der Laubkrone der Bäume stelle ich in die Kategorie der »Trophieen«. Ich verstehe unter »Trophie« alle an Geweben, Organen oder ganzen Pflanzen vorkommenden Wachstumsförderungen, welche von der Lage abhängen, wobei aber Lage in weiterem Sinne genommen wird, nämlich als die räumliche Beziehung des heterotrophen Organs oder der heterotrophen Pflanze zum Horizont, wodurch eine Reihe äußerer Einflüsse (z. B. einseitige Wirkung des Lichtes) gegeben ist, welche einseitige Wachstumsförderungen herbeiführen, und als die räumliche Beziehung des heterotrophen Organs zu seinem Muttersproß.

Ich unterscheide paratonische und spontane Trophieen, je nachdem ein äußerer Einfluß oder ein angeborenes Verhältnis die Erscheinung hervorruft. Die oben vorgeführte Erscheinung ist eine paratonische Trophie, welche auf die Wirkung des Lichtes zurück-

zuführen ist, wofür ich das Wort »Phototrophie« in Vorschlag gebracht habe[1]).

Die Phototrophie einseitig beleuchteter Bäume hat zur Folge, daß das Gewicht des an der Lichtseite vermehrten Laubes (inklusive

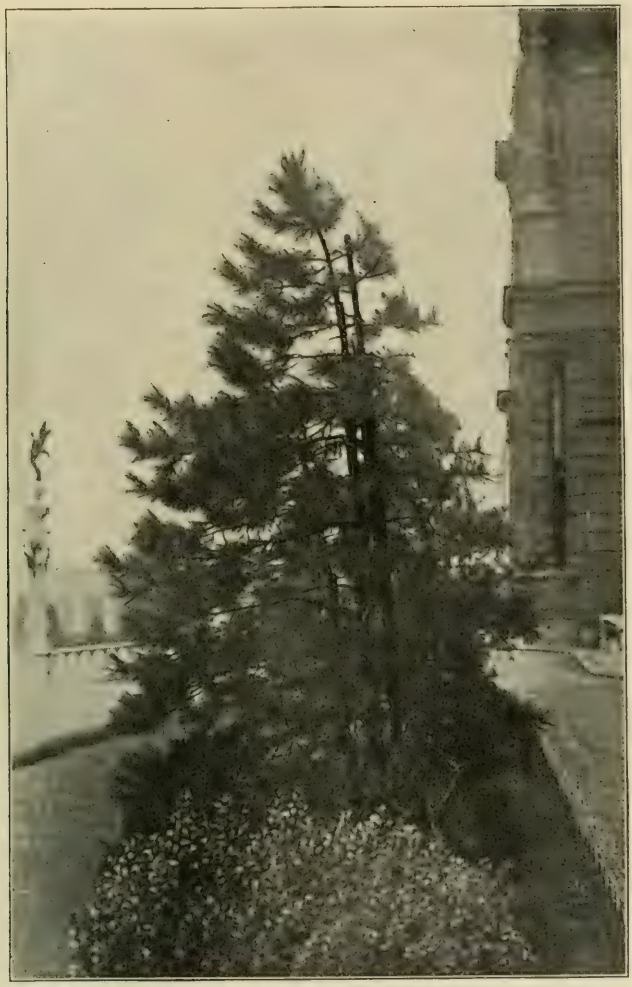

Fig. 16. Ungleichseitig beleuchtete Schwarzföhre (*Pinus Laricio*). Das Sproßende ist heliotropisch. Die Vorneigung des Baumes zum stärkern Lichte kommt z. T. durch Heliotropismus, z. T. durch tote Lastkrümmung infolge von Phototrophie zustande.

der tragenden Äste und Zweige) den Hauptstamm passiv zum Lichte beugt. So betrachtet, haben wir es mit einer toten Lastkrümmung[2]) zu tun, welche durch Phototrophie bedingt wird.

[1]) Über Trophieen (1895).

[2]) Wiesner, Schwerkraft und Richtung der Pflanzenorgane (1902).

Der schiefe Lichtwuchs eines Baumes, und zwar sein Vorneigen gegen das stärkere Vorderlicht, kann auch z. T. auf Heliotropismus, z. T. auf durch Phototrophie hervorgerufener toter Lastkrümmung beruhen, wofür die Schwarzföhre (*Pinus Laricio*) ein ausgezeichnetes Beispiel bildet (Fig. 16).

10. Aufstreben von im Hinterlichte stehenden Ästen.

Es ist eine weitverbreitete, aber, soviel mir bekannt, bis auf die neueste Zeit so gut wie unberücksichtigt gebliebene, jedenfalls noch nicht studierte Erscheinung, daß an Baumkronen, welche einem starken Vorderlichte, aber einem schwachen Hinterlichte ausgesetzt sind, die rückwärtigen Äste nach oben streben[1]). Eine solche Baumkrone ist in jedem Falle infolge Phototrophie symmetrisch und durch das Aufwärtsstreben der Äste wird die Symmetrie der Krone noch gesteigert.

Man kann die Erscheinung an Bäumen, welche in der Nähe von Häusern stehen, in Alleen, welche den Straßenzügen folgen, oder auch häufig dann sehen, wenn die Kronen zweier Bäume einander nahe gekommen sind (Fig. 17). Der Grad des Aufwärtsstrebens der im Hinterlichte stehenden Zweige ist ein bei verschiedenen Baumarten verschiedener, beispielsweise bei Linden und Roßkastanien ein hoher, bei Ulmen ein kaum wahrnehmbarer.

Die Zweckmäßigkeit dieser Zweigrichtungen ist sehr einleuchtend: der im schwachen Hinterlicht stehende Sproß trachtet, das starke Oberlicht zu gewinnen. Teleologisch ist also die Sache wohl zu verstehen. Es muß sich uns aber darum handeln, diese Erscheinung physiologisch zu begreifen.

Auf welche Weise kommt sie zustande? So einfach das Phaenomen ist, so ist es doch nicht möglich, die Ursache desselben direkt mit Sicherheit aufzufinden, wie die folgende Betrachtung lehren wird. Da die Erscheinung zweifellos durch die Beleuchtungsverhältnisse hervorgerufen wird, so ist es schon von vornherein sehr wahrscheinlich, daß das Licht direkt das Aufwärtsstreben der rückwärtigen Äste bewirkt, in dem Sinne nämlich direkt, wie der Heliotropismus eines Keimstengels direkt durch das Licht hervorgerufen wird. Die Annahme ist berechtigt, daß wir es hier einfach mit einer Erscheinung des positiven Heliotropismus zu tun haben. Im ungleich starken diffusen Lichte stehende positiv heliotropische Organe folgen der Richtung des stärksten diffusen Lichtes[2]). Da das Hinterlicht schwach,

[1]) Ich habe zuerst auf diese Erscheinung in meiner Schrift »Lichtwuchs der Holzgewächse« (1897) aufmerksam gemacht.

[2]) Wiesner, Heliotropismus im diffusen Tageslichte (1898).

hingegen das Zenithlicht sogar stärker wie das Vorderlicht ist, was ja oben in genügendem Maße auseinandergesetzt wurde, so erscheint die gesamte Aufstellung berechtigt. Allein ein gewichtiger Einwand kann doch gemacht werden. Sollten die rückwärtigen schwach be-

Fig. 17. Roßkastanie. Die Äste von *b* gehen im Vorderlicht horizontal oder geneigt nach vorn, im Hinterlicht (durch Beschattung von Seite des Baumes *a*) nach oben.

leuchteten Äste nicht infolge verstärkten negativen Geotropismus die vertikale Lage zu gewinnen suchen? Hier müßte also das Experiment entscheiden. Allein es ist ein Ding der Unmöglichkeit, den Geotropismus auszuschließen und die für die Erscheinung maßgebende Beleuchtung aufrecht zu erhalten. Auf direktem Wege ist es also unmöglich zu zeigen, inwieweit etwa der negative Geotropismus bei dem Zustandekommen der Erscheinung im Spiele ist. Wohl aber ist es mir gelungen, auf indirektem Wege es plausibel zu machen, daß das Aufstreben der rückwärtigen Äste heliotropisch durch das Zenithlicht zustande kommt.

Fig. 18. Oberer Teil einer Linde, welche in einem hohen Korridor, dessen Fenster nach Süden gehen, durch Jahre kultiviert wurde. Der größte Durchmesser der Krone beträgt 1.5 m. Zwei Meter von *a* in horizontaler Richtung entfernt ist die Stelle, über welcher kein Licht von außen auf das Bäumchen gelangen kann. Die im dunkeln Raume zur Entwicklung gekommenen Äste wachsen heliotropisch nach abwärts. Sie erhielten auch von rückwärts teils durch die hellen Wände, teils durch den hellen Boden starkes Reflexlicht.

Ich kultiviere in einem geräumigen, hohen, von Süden her beleuchteten Korridor des pflanzenphysiologischen Institutes durch etwa zehn Jahre Linden in großen Holzkübeln. Die Kronen der Bäumchen sind z. T. dem direkten Lichte ausgesetzt, z. T. reichen sie über die Höhe der Fenster hinaus in einen halbdunklen Raum. Die oberen Äste, welche kein direktes Licht genießen, vielmehr in den halbdunklen Raum hinaufwachsen, wenden nun ihre Äste nach abwärts dem hellen von den Fenstern einfallenden Lichte zu. Sehr schön ist dies an der Vorderseite der Bäumchen zu sehen. Aber auch an der Hinterseite wachsen einzelne Zweige nach abwärts, und zwar gleichfalls heliotropisch: sie empfangen das stärkste Licht von rückwärts, nämlich das von den rückwärtigen hellen Wänden und das von dem mit hellen Steinen belegten Boden reflektierte Sonnenlicht. Da nun diese Äste in so hohem Maße heliotropisch werden, daß ihr negativer Geotropismus überwunden erscheint, da sie ja die

Richtung schräg nach abwärts nehmen, so darf man annehmen, daß an den im Freien stehenden Bäumen die rückwärtigen im schwachen Hinterlichte befindlichen Äste durch das Zenithlicht heliotropisch in die aufgerichtete Lage kommen (Fig. 17 und 18).

Es ist übrigens nicht ausgeschlossen, daß bei dem Aufwärtsstreben der Hinterlicht-Äste von Freilandsbäumen auch negativer Geotropismus mitwirkt.

Daß bei Ulmen das Aufstreben der Hinterlichtäste unterbleibt oder in nur sehr schwachem Grade sich bemerklich macht, hat nach meinem Dafürhalten seinen Grund in der dem negativen Geotropismus entgegenwirkenden relativ starken Epinastie der Zweige dieses Baumes[1]).

11. Abhängigkeit der Baumform vom Lichte. Pyramidenbäume.

Es ist schon erörtert worden, wie die Krone von Bäumen, die bei allseitig gleichstarker Beleuchtung regelmäßig ist, bei Beleuchtung durch Vorder- und Hinterlicht symmetrisch wird.

Es ist auch schon früher angegeben worden, daß durch eine in Beziehung zur Beleuchtung stehende Zweigreduktion Gestaltänderungen der Krone eintreten, welche für den Bestand der Bäume von Wichtigkeit sind, z. B. die Schichtkronigkeit, welche, wie wir gesehen haben, entweder durch direkte Bewirkung zustande kommt oder sich als eine ererbte Charaktereigentümlichkeit der Bäume zu erkennen gibt.

Es gibt zweifellos zahlreiche Beziehungen zwischen Baumgestalt und Beleuchtung und ebenso möchte ich es nicht als zweifellos betrachten, daß das Licht in der mannigfaltigsten Weise in den spezifischen Gestaltungsprozeß der Pflanze eingreift, und zwar entweder durch direkte Bewirkung oder indem es Zustände schafft, welche erblich festgehalten werden.

Ich habe eingehend nur eine einzige Baumgestalt in ihrer Abhängigkeit vom Lichte studiert, die Zypressen- oder Pyramidenform, und will hier meine hierüber gesammelten Erfahrungen und Anschauungen in Kürze vortragen, kann aber die Bemerkung nicht unterdrücken, daß analoge Zusammenhänge zwischen Baumgestalt und Beleuchtung zweifellos in nicht geringer Zahl bestehen dürften. Meine diesbezüglich gemachten Wahrnehmungen sind aber zu lückenhaft, als daß es erlaubt wäre, ihnen hier einen Platz einzuräumen.

---

[1]) Wiesner, Schwerkraft und Richtung der Pflanzenorgane (1902).

Der bekannteste Pyramidenbaum ist die Zypresse (*Cupressus sempervirens*), welche in Italien selbst bei freier Exposition herrlich gedeiht, aber in normalem Zustande noch ins subtropische Gebiet hinabreicht. Es ist ein Baum, welcher in warmen, ja heißen Gebieten auftritt, wo er der Wirkung hochstehender Sonne ausgesetzt ist.

Welche Vorteile bietet die Pyramidenform der Zypresse? Vor allem ist klar, daß dieser Baum, durch seine Gestalt einen Schutz findet gegen die stärkste direkte Strahlung, welche von hohem Sonnenstande kommt. Die Strahlen der hochstehenden Sonne gehen, wie schon oben angedeutet wurde, an diesem Baume gewissermaßen vorüber, genau gesagt, sie schneiden ihn unter kleinen Winkeln, so daß ihre Wirkung nur eine geringe sein kann. Aber ebenso klar ist es, daß die niedrig stehende Sonne, auch wenn sie die Zypresse senkrecht bestrahlt, ihr nur nützlich sein kann, da die Intensität der Strahlen in diesem Falle keine hohe ist. Je höher aber die Sonne steigt, desto kleiner werden die Winkel, unter welchen die Strahlen auf die Zypresse wirken und so wird die Gefahr zu starker direkter Sonnenwirkung durch die Baumgestalt abgewehrt.

Nun wäre aber das diffuse Zenithlicht trotz seiner relativen Stärke dem Baume gewiß förderlich. Dieses Licht kommt aber der Zypresse nur wenig zugute, da die Höhe des Baumes das Zenithlicht abschwächt uud letzteres nur den äußeren Partien der obersten Kronenteile zugute kommen kann. Dafür steht aber das Vorderlicht im Dienste der Zypresse. Die Zypresse ist ein Vorderlichtbaum, welcher vermöge seiner Gestalt das stärkste Sonnenlicht abwehrt, das geschwächte Sonnenlicht sich zunutze macht und hauptsächlich das diffuse Vorderlicht und nur in geringem Maße das diffuse Zenithlicht genießt.

Ich will nun zeigen, daß die Pyramidenbäume des Nordens sich ebenfalls dem Lichte anpassen, aber doch in anderer Weise als die Zypresse: gegen die hochstehende Sonne haben sich ja die nordischen Bäume nicht zu wehren.

Ich habe in Skandinavien mehrfach die Beobachtung gemacht, daß Bäume, welche bei uns ihre Krone abrunden, dort nicht selten pyramidenförmig werden. So sah ich in Tromsö nicht selten *Sorbus aucuparia* sich pyramidenförmig ausbilden. Die Fichte, welche indes ja in der Regel zur Pyramidenform neigt, nimmt im Norden oft einen fast zypressenartigen Wuchs an. Solche zypressenartige Fichten sah ich auf der Reise von Drontheim nach Hamar. In demselben Gebiete beobachtete ich auch pyramidenförmig gestaltete Föhren (*Pinus silvestris*). Silberpappeln in Pyramidenform sah ich auf der Reise

von Christiania nach Stockholm an verschiedenen Punkten, so auch auf der Fahrt von Upsala nach Hammarby.

In welchem Verhältnisse diese Pyramidenbäume zur Beleuchtung stehen, geht aus folgender Betrachtung hervor. Nimmt man zunächst bloß auf das diffuse Licht Rücksicht, so ist es klar, daß ein Baum, welcher sich pyramidenförmig aufbaut, sich immer mehr von dem Zenithlichte emanzipiert und vom Vorderlichte abhängig macht. Das haben wir ja bei der Zypresse gesehen. Das (diffuse) Zenithlicht ist stets beträchtlich intensiver als das (diffuse) Vorderlicht. Es läßt sich somit erkennen, daß ein pyramidenförmig gebauter Baum sich im Genuße des diffusen Oberlichtes einschränkt. Aber dadurch, daß er auf das diffuse Vorderlicht angewiesen ist, genießt er einen großen Vorteil, weil mit seiner Höhenzunahme ihm dieses Licht fortwährend ungeschwächt zugute kommt.

Das direkte Licht hochstehender Sonne hat der nordische Baum nicht abzuwehren, da ihm ein solches Licht gar nicht zufließt; aber die Strahlen niedrigstehender Sonne werden ihm gerade so wie den Zypressen zugute kommen und ihm das ersetzen, was er an diffusem Zenithlicht einbüßt.

Vergleicht man die Beziehung der Beleuchtung zur Zypresse und zu den nordischen Pyramidenbäumen, so ergibt sich, daß die Pyramidenform sowohl für den nordischen, als für den subtropischen Baum vorteilhaft ist. Der nordische Pyramidenbaum ist auf niedere Sonnenstände angewiesen, die Strahlen der Sonne werden von diesem Baume infolge seiner Gestalt möglichst ausgenützt. Der subtropische Pyramidenbaum ist gerade wieder durch seine Gestalt vor der allzu starken Wirkung des Sonnenlichtes geschützt. Das Zenithlicht bietet dem Pyramidenbaum nur geringen Nutzen, aber das diffuse Vorderlicht erweist sich als verläßliche Lichtquelle, da dasselbe stets im gleichen Maße dem Baume zugute kommt, welche Höhe er auch erreichen mag, während das Zenithlicht für die inneren Blätter dieser Bäume desto bedeutungsloser wird, je mehr der Baum in die Höhe wächst.

Ich werde nun zeigen, daß Bäume existieren, welche in großer Seehöhe ausgesprochene Pyramidenform annehmen und gerade diese Baumarten sind für uns von besonderem Interesse, weil sie zeigen, wie unter bestimmten Veränderungen der Lichtverhältnisse die Umwandlung normalkroniger Bäume in pyramidenförmig gestaltete erfolgt.

Ich habe die einschlägigen Beobachtungen im Yellowstonegebiet hauptsächlich an *Pinus Murrayana*, *P. flexilis* und *Picea pungens* angestellt.

Pinus Murrayana neigt auch in tiefen Lagen zu einem pyramidalen Aufbau, etwa wie unsere Fichte, aber mit Zunahme der Seehöhen des Standortes nimmt sie, immer schlanker werdend, den zypressenartigen Habitus an[1]. Ich beobachtete diesen Baum in Seehöhe von beiläufig 6000—8000 a. F. Mein Begleiter auf der amerikanischen Reise, L. v. Portheim, hat diesen Baum auf dem Mt. Washburne noch in einer Seehöhe von mehr als 9000 a. F. in der genannten Form gefunden.

P. flexilis verhält sich ähnlich so. Auch dieser Baum wird mit zunehmender Seehöhe des Standortes schlanker, ohne aber jene Zypressenform anzunehmen wie *P. Murrayana.*

Picea pungens ist in Europa sehr bekannt, da diese schön blaugrau benadelte Konifere in unseren Gärten häufig gezogen wird. Bei uns und überhaupt auf geringer Seehöhe hat der Baum die Gestalt unserer Tanne oder Fichte, aber auf großer Seehöhe (z. B. im Yellowstonegebiet beim Cañon in einer Seehöhe von beiläufig 8000 a. F.) nimmt er ebenfalls den zypressenartigen Habitus an.

Indem diese Bäume mit der Seehöhe sich zypressenartig ausbilden und zu ausgesprochenen Vorderlichtbäumen werden, wehren sie das von hohem Sonnenstande kommende direkte Sonnenlicht ab. Nun ist aber früher schon genau dargelegt worden, wie nicht nur die Intensität des Gesamtlichtes mit der Seehöhe zunimmt, sondern insbesondere das direkte Licht stärker wird und das diffuse abnimmt. Gegen die intensive Wirkung dieses direkten Sonnenlichtes wehrt sich der Baum durch Annahme der Zypressenform. Das von tiefem Sonnenstande kommende direkte Sonnenlicht nimmt er reichlich auf und verwertet es nutzbringend; aber das ihm gefährliche direkte Sonnenlicht der hochstehenden Sonne nimmt er nur in geschwächtem Maße auf, da es nur unter kleinen Winkeln auf ihn fällt.

Pinus Murrayana liefert den Beweis, wie gefährlich das von hohem Sonnenstande kommende direkte Licht ihm werden kann; denn auf großen Seehöhen unterliegt der Baum trotz der Zypressengestalt zum Teile dem Hitzelaubfall, worüber in einem später folgenden Abschnitt die Rede sein wird.

So zeigt sich also der Pyramidenbaum sehr verschiedenen natürlichen Beleuchtungsverhältnissen in zweckmäßiger Weise angepaßt: im subtropischen Gebiete und auf großen Seehöhen wehrt er das starke Sonnenlicht ab, auf nordischen Standorten macht er sich als Vorderlichtbaum das

[1]) Eine eingehendere Schilderung dieser Wuchsverhältnisse ist in meiner Abhandlung über den Lichtgenuß der Pflanze im Yellowstonegebiet (1905) S. 112 ff. zu finden.

Sonnenlicht, welches daselbst niemals von hoher Sonne herrührt, zunutze, wie er auch im Süden und auf großer Seehöhe die von niederem oder mittlerem Sonnenstande kommenden direkten Sonnenstrahlen nutzbringend verwertet. Der zypressenförmig ausgebildete Baum genießt, wo er auch immer vorkommen mag, das diffuse Vorderlicht, welches ihm zur Tageszeit unaufhörlich und mit Rücksicht auf den kleinen Querschnitt der Krone fast ungeschmälert zufließt, welche Höhe er auch erreichen mag. Der einzige Nachteil für den zypressenförmig ausgebildeten Baum besteht in der schlechten Ausnutzung des diffusen Zenithlichtes. Dieses sonst für das Leben der Gewächse so wichtige Licht kann naturgemäß nur den äußeren, schmalen Partien der obersten Kronenteile zugute kommen; die übermäßige Höhe der Krone bringt es eben mit sich, daß dieses Licht sehr rasch abgeschwächt wird und, in die Tiefe dringend, sehr bald seine Wirkung verliert.

12. Über sog. schattenertragende Holzgewächse und über dunkelertragende Pflanzen.

Der Forstwirt unterscheidet zwischen »lichtbedürftigen« und »schattenertragenden« Bäumen, wie in allen einschlägigen Werken zu lesen ist[1]). Hier möchte ich bezüglich der »schattenertragenden Hölzer« eine mir in theoretischer Beziehung wichtig erscheinende Bemerkung vorbringen. Wenn ich dasjenige, was der Forstmann als »schattenertragende Holzart« bezeichnet in unserer Ausdrucksweise darstellen will, so muß ich sagen, daß hierher jene Bäume und Sträucher gehören, deren Lichtgenußminimum sehr klein ist. Zu diesen »schattenertragenden Holzgewächsen« werden aber auch jene gestellt, welche die Fähigkeit haben, durch längere Zeit vollkommene Finsternis zu ertragen, ohne daß ein Absterben der Blätter oder ein Abfall derselben eintritt. Ein ausgezeichnetes Beispiel ist der Lorbeer. Unter den immergrünen Holzgewächsen gibt es mehrere dieser Art, vielleicht sogar viele. Aber unter den sommergrünen Gewächsen habe ich, selbst unter denjenigen, welche als »schattenertragend« genannt werden, keines gefunden, welches durch längere Zeit Dunkelheit ertragen würde. Es scheint mir nun mit Rücksicht auf den Lorbeer und auf ähnlich sich verhaltende Gewächse nicht unzweckmäßig »dunkelertragende« Holzarten, überhaupt

[1]) S. z. B. Hempel und Wilhelm, Die Bäume und Sträucher des Waldes (1889).

»dunkelertragende Pflanzen« zu unterscheiden. Zu den nichtbaumartigen Pflanzen dieser Kategorie gehört z. B. *Aspidistra elatior*, deren ausgebildete Blätter sich wochenlang im Finstern normal erhalten, während die im Finstern sich entwickelnden Blätter den etiolierten Charakter an sich tragen, nicht grün, sondern gelb sind.

Dunkelertragende Pflanzen haben die Fähigkeit, das Minimum ihres Lichtgenusses bis auf Null zu reduzieren. An in der freien Natur vorkommenden grünen phanerogamen Gewächsen habe ich ein auf Null gesunkenes Minimum niemals konstatiert. Wohl aber kann man in der Kultur es dahin bringen, z. B. beim Lorbeer. Bei gut kultiviertem »Kugellorbeer« darf man wirklich von einem Lichtgenußminimum gleich Null sprechen. Bei solchen Gewächsen, und nur bei solchen Gewächsen, ist, wie wir oben (S. 98—99) gesehen haben, die gesamte Blattfläche größer als die maximale Lichtfläche des Baumes oder des betreffenden Gewächses.

Vierter Abschnitt.

Spezielle Beobachtungen und Untersuchungen über den Lichtgenuß.

1. Lichtgenuß krautiger und staudenförmiger Wüsten- und Steppenpflanzen.

In den Wüsten der weiteren Umgebung von Kairo hatte ich Gelegenheit, zahlreiche Charakterpflanzen dieser Vegetationsformation zu beobachten. Ich nenne: *Reaumuria hirtella*, *Heliotropium luteum*, *Trichodesma africana*, *Calligonum comosum*, *Zilla myaroides*, *Zollikoferia nudicaule*, *Forskalia tenacissima*, *Zygophyllum album* und *simplex*, *Daemia cordata*, *Fagonia cahirica*, *Reseda decursiva*, *Convolvulus lanatus*, *Anthemis melampodina*, *Trigonella stellata*, *Farsetia aegyptiaca*. Unter all den beobachteten Pflanzen ist nicht eine einzige, welche durch einen Teil der Vegetationsorgane einen anderen Teil ihres oberirdischen Körpers im Lichtgenusse in merklichem Maße zu beeinträchtigen imstande wäre. Selbst bei den mehr als meterhohen *Zilla*-Arten ist die Lichtreduktion durch Selbstbeschattung eine so geringe, daß sie sich nur schwer feststellen ließe. Eine solche wäre auch zwecklos. Denn was sonst an einer Pflanze durch Selbstbeschattung zum Zwecke des Schutzes des Chlorophylls, zur Einschränkung der Transpiration usw. geleistet wird, geschieht bei diesen Pflanzen fast durchaus durch Einrichtungen, welche in der Gestalt und Ausbildung der Organe insbesondere in deren Gewebebildung begründet sind, z. B. durch dichte Haarbedeckung bei *Convolvulus lanatus* und *Anthemis melampodina*.

Der Lichtgenuß dieser Pflanzen ist in der Regel = 1 zu setzen. Bei manchen dieser Pflanzen, welche infolge der Konfiguration des Terrains in geschmälertem Tageslicht auftreten, ist ein bei $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{3}$ gelegenes Minimum nachweisbar, dann aber nicht selten schon verbunden mit einer etwas kräftigen Entwicklung der Organe.

Die Lichtsummen, welche den Steppenpflanzen täglich und in der Vegetationsperiode zufließen, sind sehr groß, in manchen Gebieten

enorm (vgl. oben S. 62 und 71). Auch in der oben genannten subtropischen Wüste sind die Lichtsummen, mit welchen die dort wachsenden Pflanzen sich abzufinden haben, sehr groß. In der Periode höchster Lichtsummen (Juni und Juli sind in Kairo fast wolkenlos) erlischt die krautige und staudenartige Vegetation fast vollständig.

Die kraut- und staudenartigen Gewächse der Wüsten und Steppen haben entweder ein aphotometrisches oder ein photometrisches Laub. Der photometrische Charakter steht aber hier gewöhnlich auf niederster Stufe, ist nämlich mit fixer Lichtlage nicht verbunden, sondern spricht sich nur darin aus, daß die Blätter ihre morphologische Oberseite dem Oberlichte zuwenden und in mehr oder minder hohem Grade die Fähigkeit haben, während des Wachstums die Blätter, wenn sie in die umgekehrte Lage kommen, so zu orientieren, daß die Oberseiten sich nach oben wenden, ohne daß sie dabei eine bestimmte fixe Lage annehmen. Ich habe diese auf unterster Stufe photometrischer Ausbildung stehenden Organe schon oben als oligophotometrische Blätter bezeichnet. Insbesondere kommt bei den sog. Wurzelblättern der Wüsten- und Steppenpflanzen diese oligophotometrische Ausbildung zustande.

Es sei noch erwähnt, daß die Steppen- und Wüstenpflanzen, welche unter allen Gewächsen der uneingeschränktesten Lichtwirkung ausgesetzt sind, gleich den auf das tiefste beschatteten Pflanzen, im Vergleiche zu den anderen Gewächsen ein Minimum organischer Substanz produzieren und noch weit mehr als die typischen Xerophyten unserer Flora lehren, daß uneingeschränkter Genuß des Sonnenlichtes diesen Pflanzen gewöhnlich keinen Vorteil bietet. Selbst Pflanzen, die in anderen Vegetationsgebieten in üppiger Entfaltung vorkommen, z. B. *Phragmites communis*, reduzieren, falls sie den klimatischen Verhältnissen des subtropischen Wüstenklimas standzuhalten vermögen, ihre Vegetationsorgane im Wüstengebiete häufig in einer Weise, daß sie nicht wiederzuerkennen sind, wie die Wüstenform des Schilfrohres: *Phr. com. stenophylla* lehrt. Inwieweit andere Faktoren bei der Einschränkung der Substanzbildung dieser Pflanzen mitwirken, muß hier unerörtert bleiben.

2. Lichtgenuß der die Tundra bewohnenden Gewächse.

Der Charakter der Tundra-Gewächse ist durch die von Middendorff, Khielman, Th. Fries, Nathorst und Warming[1]) ausgeführten Untersuchungen bekannt. Die Tundra wird von kleinen kraut- und staudenartigen Gewächsen bewohnt, zu dem sich außer-

[1]) S. Englers Jahrbücher 1883 und 1888.

ordentlich reduzierte Sträucher gesellen, insbesondere Weiden, welche an den nordischen Vegetationsgrenzen vom Typus der Sträucher so sehr abweichen, daß sie eher wie verkümmerte krautartige Gewächse aussehen.

Ich habe den Lichtgenuß dieser Gewächse in der Adventbay (Spitzbergen) untersucht. Die Phanerogamenflora von Spitzbergen ist sehr arm an Arten. Ich habe etwa die Hälfte der auf Spitzbergen vorkommenden Pflanzen zu beobachten Gelegenheit gehabt[1].

Es fällt zunächst auf, daß alle dortigen Pflanzen dem höchstmöglichen Lichtgenuß zustreben. Das Maximum des Lichtgenusses ist = 1. Die Minima sind so hoch, nämlich so nahe dem Maximum gelegen, daß sie sich in der Regel mit Sicherheit nicht ermitteln, nämlich vom Maximum unterscheiden ließen.

Eine Einschränkung des maximalen Lichtgenusses (L = 1) der Pflanzen kann an den arktischen Grenzen der Vegetation nicht wie in anderen Vegetationsgebieten durch eine überhöhende Vegetation stattfinden, da eine solche so gut wie nicht vorhanden ist, indem die Bäume fehlen und selbst die strauchartige Vegetation (*Betula nana*, *Salix polaris* usw.) dem Boden anliegt, und zwar derart, daß weder eine Selbstbeschattung möglich ist, d. i. daß kein Blatt des Strauches ein anderes, kein Sproß des Strauches einen anderen in merklicher Weise beschattet, noch andere Pflanzen durch diese niederliegenden Sträucher in Schatten gestellt werden.

Nur insofern tritt eine Einschränkung des vollen Lichtgenusses der hocharktischen Pflanzen ein, als die Konfiguration des Standortes zur Ursache wird, daß ihnen ein Teil des Lichtes entzogen wird. Auf wenig ansteigendem Terrain hat die hierdurch bedingte Schwächung des Gesamtlichtes nicht viel zu bedeuten; nur an steilen Hängen, am Fuße steil aufsteigender Felsen, am meisten in tiefen Einschnitten fließender Wässer, in welche nur ein relativ kleiner Teil des Himmelslichtes einstrahlt, kann eine starke Einschränkung des Lichtgenusses der Pflanzen stattfinden.

Einer aufmerksamen Beobachtung kann es nicht entgehen, daß stärkere Einschränkung des Himmelslichtes auf die hochnordische Vegetation eine viel einschneidendere Wirkung ausübt, als bei uns oder in noch wärmeren Gegenden, wo eine reich entwickelte Vegetation sich unter den verschiedensten Lichtverhältnissen behaupten wird, indem die einen einen helleren, die anderen einen minder hellen Standort wählen können, und zwar in den verschiedensten Abstufungen.

---

[1]) Lichtgenuß der Pflanzen des arktischen Gebietes (1900). Diese Abhandlung enthält ein Verzeichnis aller von mir dort beobachteten Gewächse.

Anders an der arktischen Vegetationsgrenze: im großen ganzen fordert die Pflanze den unter den dortigen lichtklimatischen Verhältnissen größtmöglichsten Zufluß von Licht, sie erträgt nur eine geringe Einschränkung ihres Lichtgenusses.

Unter den dortigen Pflanzen fand ich nur wenige, welche einen stärkeren Lichtentzug vertragen, z. B. *Salix polaris*. Diese Weide tritt allerdings gewöhnlich frei exponiert auf, doch auch in tief eingeschnittenen Bachrinnen, wo sie nur auf einen Teil des Himmelslichtes, allerdings des stärksten, nämlich des Zenithlichtes, angewiesen ist. Nach den von mir angestellten Bestimmungen geht die Reduktion des Himmelslichtes bis auf etwa 25 Proz., so daß das Minimum des Lichtgenusses dieser Pflanze $\frac{1}{4}$ betragen würde. Doch habe ich nur an wenigen Stellen Gelegenheit gehabt, *Salix polaris* bei eingeschränktem Lichtgenuß zu beobachten, so daß das angegebene Minimum nicht als sicher bestimmt anzusehen ist.

Cochlearia fenestralis fand ich nur an wenigen Stellen, hier aber stets bei eingeschränktem Lichtgenuß, so daß es den Anschein hat, als würde das Maximum des Lichtgenusses der Pflanze unter 1 gelegen sein. Meine nur spärlichen Aufzeichnungen über den Lichtgenuß dieser Pflanze ergaben $L = \frac{1}{2}—\frac{1}{4}$.

Doch dies ist ein Ausnahmefall, die Regel ist, wie schon oben angegeben, daß das Maximum des Lichtgenusses der Tundrapflanzen = 1 ist, und das Minimum sich von diesem Werte nicht weit entfernt.

Es gilt dies auch für jene wenigen hochnordischen Pflanzen, welche in geringeren Breiten eine starke Einschränkung ihres Lichtgenusses erfahren. Wie wir später sehen werden, sinkt das Minimum des Lichtgenusses von *Taraxacum officinale* bei uns bis auf $\frac{1}{12}$; aber im hohen Norden sah ich diese Pflanze nur bei völlig freier Exposition ($L = 1$). So im nördlichen Norwegen (Trollfjord, 70° 20′ N. Br.)[1].

Was das Verhalten des Blattes der Tundrapflanzen zum Lichte anlangt, so ist es zunächst im höchsten Grade auffallend, daß eine fixe Lichtlage von den Blättern nur in den seltensten Fällen erreicht wird, und dann nur bei stark eingeschränkter Beleuchtung, wofür ich *Salix polaris* als Beispiel anführe. Der photometrische Charakter des Blattes, wenn ein solcher überhaupt vorhanden ist, beschränkt sich wie bei den Wüsten- und Steppenpflanzen gewöhnlich darauf, daß die Blätter ihre Oberseite dem Lichte zuwenden, ohne zum Lichte

[1]) Die von mir beobachtete Pflanze ist vielleicht eine nordische Standortsvarietät. Ich kann dies nicht beurteilen. Ich konnte sie von derjenigen Pflanze, die mir als *T. officinale* bekannt ist, nicht unterscheiden.

eine bestimmte Lage einzunehmen. Es ist dies die unterste Stufe photometrischer Blätter, welche ich oben als oligophotometrisch bezeichnet habe.

Unter den Tundrapflanzen existieren aber auch solche, deren Blätter ausgesprochen aphotometrisch sind, so z. B. *Cassiope tetragona* und *Halianthus peploides*.

Die Blätter der hocharktischen Pflanzen zeigen also in der Regel entweder gar keine Orientierung zum Lichte oder eine derartige, daß von einer sog. fixen Lichtlage nicht die Rede sein kann, und nur der Unterschied von Ober- und Unterseite des Blattes bei der Beleuchtung in Betracht kommt. Nachteile erwachsen der Pflanze weder durch die aphotometrische Ausbildung der Blätter, noch durch den oligophotometrischen Charakter des Laubes. Denn wie wir oben gesehen haben, ist der Unterschied in der Lichtstärke des bedeckten Himmels — und dieser bildet ja die Regel — je nach der Lage zum Zenith ein verhältnismäßig geringer; er ist so gering, wie in keinem anderen Vegetationsgebiete. Wie wir in einem späteren Abschnitte sehen werden, muß gerade an den arktischen Grenzen von der Pflanze das Licht auf das äußerste ausgenutzt werden. Nicht nur die Pflanzen selbst sind frei exponiert und dem Maximum des Lichtgenusses ausgesetzt; es ist auch die Tendenz vorhanden, jedes flächenförmig ausgebildete Blatt so zu stellen, daß es von den anderen nicht oder nur in minimaler Weise beschattet wird. Aber diese Freistellung der Blätter genügt; es ist nicht notwendig, dieses Blatt nach dem stärksten Himmelslichte zu orientieren.

So steht also dieser geringe Grad der Reaktion des Blattes der hocharktischen Pflanzen gegen die richtende Kraft des Lichtes im Einklange mit den geringen Unterschieden der Beleuchtung der verschiedenen Teile des Himmelsgewölbes, und wieder erkennt man in der morphologischen Ausbildung und im physiologischen Charakter des Blattes die genaue Anpassung an die gegebenen Vegetationsbedingungen.

Vergleicht man die an den arktischen Vegetationsgrenzen vorkommenden Pflanzen mit den Gewächsen südlicher gelegener Steppen oder der subtropischen Wüsten, so scheint zwischen denselben kein Unterschied im Lichtgenusse zu bestehen, sofern der Lichtgenuß aller dieser Pflanzen nur wenigen Schwankungen ausgesetzt und in der Nähe des möglichen Maximums gelegen ist.

Wenn nun auch der faktische Lichtgenuß der Tundra-, der Steppen- und Wüstenpflanzen annähernd insofern der gleiche ist, als auf all die genannten Pflanzen das Tageslicht uneingeschränkt

einwirkt, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, daß die Auswertung des dargebotenen Lichtes in den genannten Fällen eine ungleiche ist, was am meisten hervortritt, wenn man die extremsten Fälle, die Pflanzen der Tundra mit denen der heißen Wüsten vergleicht. Denn während die Wüstenpflanzen einen Lichtüberschuß empfangen, welcher mehr hemmend als fördernd in ihre Assimilations- und Wachstumsverhältnisse eingreift, empfangen die an der arktischen Vegetationsgrenze auftretenden Pflanzen in der Regel nur ebensoviel Licht, als sie zum Leben benötigen. Ein Lichtüberschuß ist hier ein seltener Fall, der nur bei den Pflanzen mit aphotometrischen Blättern vorkommt. Daß diese Pflanzen unter dem lichtschwachen Himmel des hohen Nordens einen Lichtüberschuß empfangen, ist ein Zeichen, daß sie nur auf geringe Lichtstärke eingerichtet sind[1]).

In bezug auf das Verhalten des Laubes der Tundra- und der (subtropischen) Wüstenpflanzen zum Lichte zeigt sich also eine große Ähnlichkeit: eine Orientierung der Blätter zum Lichte ist entweder nicht vorhanden, (aphotometrisches Laub) oder sie ist durch Ausbildung von oligophotometrische Blätter nur sehr primitiv ausgebildet. Im großen ganzen fehlt bei beiden Kategorien von Gewächsen die ökonomische Lichtausnutzung; indes aus verschiedenen Gründen: die subtropische Wüstenpflanze erhält ein solches Übermaß von Licht, daß eine euphotometrische Ausbildung des Laubblattes für sie gefährlich sein würde, sie ist vielmehr darauf angewiesen, den Überschuß von Licht abzuwehren; die Tundrapflanzen könnten aber aus der euphotometrischen Ausbildung des Laubes, ja selbst aus der fixen Lichtlage, wegen der geringen Unterschiede aus der diffusen Himmelsbeleuchtung keinen Nutzen ziehen.

Es wurde mehrmals und von verschiedenen Autoren angegeben, daß im hohen Norden die Neigung des Terrains einen großen fördernden Einfluß auf die Vegetation ausüben soll und daß an nach Süden abgedachten Flächen eine auffällige Üppigkeit des Pflanzenwuchses der Tundra sich bemerkbar mache.

Eine gewisse förderliche Einflußnahme der Abdachung des Terrains auf gesteigerte Entwicklung der Vegetation ist rücksichtlich des hocharktischen Gebietes nicht in Abrede zu stellen. Es scheint aber dieser Einfluß mehrfach überschätzt worden zu sein. Ich habe gezeigt, daß in keinem Vegetationsgebiete der Erde der Einfluß der

[1]) Daß sowohl *Cassiope tetragona* als *Halianthus peploides* selbst auf ihren nordischen Standorten einen Lichtüberschuß empfangen, nämlich ein Plus an Licht, das sie nicht verwerten können, ist in meiner Abhandlung über den Lichtgenuß arktischer Pflanzen, S. 401 ff., des näheren auseinander gesetzt.

Lage des Bodens zur Sonne geringer ist als im arktischen. Denn wegen des dort im allgemeinen sehr niederen Sonnenstandes reicht die Intensität der Beleuchtung nicht weit. Sie könnte nur bei größerer Neigung des Terrains zu größerer Wirkung gelangen; aber gerade auf steilen Böschungen kommt im hochnordischen Gebiete die Vegetation nicht fort.

Die photometrischen Bestimmungen haben gelehrt, daß in der Adventbay eine kräftige Sonnenwirkung erst bei einer Sonnenhöhe von 15° beginnt, und im äußersten Falle (21. Juni) sich nur bis zu einem Grade steigert, welcher durch eine Sonnenhöhe von etwa 35° gegeben ist. Damit aber die Sonnenstrahlen bei solchen Sonnenständen senkrecht zur Erde fallen, wären Böschungen von 55—75° erforderlich. Auf so steilen Böschungen vermag sich aber im hohen Norden eine phanerogamische Vegetation kaum mehr zu erhalten, da die Bewegungen der Gletscher- und überhaupt der Schmelzwässer die Ansiedelung der Pflanzen an solchen Orten verhindern oder alsbald beseitigen.

Auch sind die Beleuchtungsunterschiede zwischen nach Nord und nach Süd abgedachten Lagen hier so gering wie in keiner anderen Zone der Erde. Es steht ja nicht nur die Sonne im nordischen Sommer um Mitternacht am nördlichen Himmel und zur Zeit des nordischen Frühlings und Herbstes nähert sich die Sonne beim Auf- und Untergange so sehr dem Norden, so daß die Unterschiede in der Beleuchtung gleich stark gegen Nord und Süd geneigter Flächen keine großen sein können, jedenfalls weitaus geringer als in mittleren Breiten, wo sich große Unterschiede in der auf nördlichen und südlichen Lagen auftretenden Vegetation zu erkennen geben[1]).

3. Lichtgenuß der Flechten.

Meine Untersuchungen über den Lichtgenuß der in der weiteren Umgebung Wiens vorkommenden Flechten haben gelehrt, daß zahlreiche Flechten das volle Tageslicht vertragen und ein mehr oder minder tief gelegenes Minimum aufweisen. Die Optima des Lichtgenusses wurde bei den untersuchten Arten als sehr hoch gelegen befunden.

Psora lucida. $L = 1 - \frac{1}{30}$. Optimum bei $1 - \frac{1}{4}$.
Verrucaria calciseda. $L = 1 - \frac{1}{29}$. Optimum bei $1 - \frac{1}{3}$.
Endocarpon miniatum. $L = 1 - \frac{1}{24}$. Optimum bei $\frac{1}{3} - \frac{1}{8}$.
Physcia (Xanthoria) parietina. $L = 1 - \frac{1}{30}$.
Physcia tenella. $1 - \frac{1}{8}$.

[1]) Eingehend ist die oben kurz berührte Frage in meiner Abhandlung über den Lichtgenuß der Pflanzen des arktischen Gebietes (1900) S. 413ff. behandelt.

Es kommen hier aber auch Flechten mit niedrigerem Lichtgenuß vor; so z. B. *Parmelia saxatilis* und *Pertusaria amara*. Der Lichtgenuß der ersten beträgt $\frac{1}{2}-\frac{1}{50}$, der der letzteren $\frac{1}{3}-\frac{1}{56}$. Erstere gedeiht am besten zwischen $\frac{1}{8}-\frac{1}{17}$, letztere zwischen $\frac{1}{11}-\frac{1}{21}$ [1]).

Die verbreitete Angabe, daß die Flechten an die Nordseiten der Stämme gebunden seien, kann ich nicht bestätigen [2]). Häufig wird man wohl an den Stämmen unserer Bäume an jener Seite, welche von dem herrschenden Winde bestrichen sind, eine starke Flechtenansiedelung finden. Von dieser Seite her erfolgt die reichlichste Aussaat der Flechten, und wenn sie an dieser Seite günstige Vegetationsbedingungen finden, so werden sie sich hier am üppigsten entwickeln. Der Stamm empfängt aber Flechtensporen und Soredien, wenn auch im verminderten Maße, von allen übrigen Seiten, und es werden dann die Flechten sich überall ansiedeln, wo sie die Bedingungen für ihre Existenz finden und dort am reichlichsten auftreten, wo diese Bedingungen am vollkommensten erfüllt sind. Die lichtsuchenden Flechten werden an den hellsten, die lichtscheuen an den dunkelsten Stammseiten sich am reichlichsten entwickeln. Die Orientierung der Helligkeit an den verschiedenen Seiten des Stammes ist nur an freistehenden Bäumen von der Weltgegend abhängig, sonst aber nicht. Denn ein am nördlichen Waldrand stehender Baumschaft empfängt von Norden mehr Licht als von Süden, ein mitten im dichten Waldschluß stehender Baum empfängt von allen Seiten her annähernd gleich starkes — oder richtiger gesagt in gleichem Maße geschwächtes — Licht usw.

Am Südrande des Waldes, wo L für den Baumschaft sich über $\frac{1}{2}$ erheben kann (ich habe an solchen Schäften im Juni die Intensität des Lichtes bis auf 0.8 steigen sehen), fehlen alle lichtscheuen Flechten, während *Physcia parietina* sehr gut fortkommt. *Parmelia caperata* habe ich an derart situierten Schäften oft beobachtet. Die lichtscheuen Flechten finden sich hier an der Nordseite des Stammes. Umgekehrt können an einem am Nordrande des Waldes stehenden Baume die lichtscheuen Flechten an der Südseite und die lichtsuchenden an der Nordseite des Stammes auftreten.

Im Waldschlusse ist bis zu einer bestimmten Tiefe die Wetterseite das für die reichste Ansiedelung von Flechten ausschlaggebende

---

[1]) In meiner Schrift über den Lichtgenuß der Pflanzen von Wien, Kairo und Buitenzorg (1895) wurde für den Lichtgenuß beider Flechten der gleiche Wert angegeben. Spätere Beobachtungen führten zu obigen Grenzwerten.

[2]) Die Moose, welche mehr Feuchtigkeit als die Flechten verlangen, siedeln sich an jenen Stellen der Baumstämme an, welche sich am längsten feucht erhalten, und kommen deshalb so häufig an den Nordseiten der Stämme vor. Auch manche Flechten scheinen aus demselben Grunde die Nordseiten zu bevorzugen.

Moment. Noch tiefer in den geschlossenen Wald hinein, wo das Vorderlicht der Stämme schon so gering ist, daß dessen Stärke kaum mehr genau messbar ist, kommt an derartig situierten Baumstämmen nur mehr ein Soredienanflug vor, während ich in den Tropen bei einem Lichtintensitätsmaximum von schätzungsweise gleicher Lichtstärke noch sterile Thallusformen gesehen habe. Im Anschluß an meine Beobachtungen über den Lichtgenuß der Flechten, hat H. Zukal eingehende Studien über diesen Gegenstand gemacht[1]).

Zukal bestätigt zunächst meine hier kurz angeführten Beobachtungen und gelangt in betreff des Lichtgenusses der Flechten zu folgenden Resultaten:

Die geringsten Lichtstärken, bei welchen in unserem Klima Flechten vorkommen, reichen bis auf $\frac{1}{150}$ des Gesamtlichtes (*Collema*, ohne Früchte; in der Steinwandklamm in Niederösterreich beobachtet). In Klammen und tiefen Schluchten kommen niemals exogene Thallusformen vor, wohl aber sorediale Anflüge. Das Minimum des Lichtgenusses exogener Flechten schätzt Zukal nach Beobachtungen, die er in der Steinwandklamm und in der Drachenhöhle bei Mixnitz (Steiermark) anstellte, rund auf $\frac{1}{100}$.

Steigt L. bis auf $\frac{1}{50}$, z. B. in den geschlossenen Beständen unserer Wälder, so trifft man bereits auf eine ziemlich reiche Flora von Schattenflechten. Als solche wurden beobachtet: *Graphis scripta*, *Pyrenula nitida*, *Opegrapha varia*, *O. atra*, *Pertusaria communis*, *P. amoena*, *Lecidella enteroleuca*, *Biatorina prasina*, *Cyphelium chrysocephalum*, *Lecanora pallida*, *L. subfusca*, *Icmadophila aeruginosa*, *Bacidia compacta*, *Calopisma ferrugineum*, *Cetraria glauca*, *C. pinastri*, *Parmelia saxatilis*, *Physcia ciliaris*, *Sticta pulmonaria* und einige Arten von *Collema* und *Pannaria*.

Die große Masse unserer Flechten dürfte am besten bei $\frac{1}{10}-\frac{1}{20}$ gedeihen.

Ausgesprochene Lichtflechten, d. h. solche, welche auch dann noch gut vegetieren, wenn der Lichtgenuß auf 1 steigt, sind: *Cladonia rangiferina*, *Cl. uncialis*, *Cl. alicicornis*, *Cl. endiviaefolia*, *Stereocaulon condensatum*, *St. coralloides*, *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *C. nivalis*, *Parmelia encausta*, *P. stygia*, *P. Fahlunensis*, *P. olivacea*, *P. aspidota*, *P. caperata*, *P. conspersa*, *P. prolixa*, *Umbilicaria pustulata*, *Gyrophora anthracina*, *G. arctica*, *G. cylindrica*, *G. hyperborea*, *G. polyphylla*, *Endocarpon miniatum*, die meisten Arten von *Endopyrenium* und *Catopyrenium*, *Xanthoria parietina*, *Gasparrinia elegans*, *G. murorum*, *Placodium crassum*, *Pl. gypsaceum*, *Pl. fulgens*,

[1]) H. Zukal, Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten (1896).

Pl. Lagascae, *Lecanora atra*, *Haematomma ventosum*, *Thallocdema candidum*, *Urceolaria scruposa*, *Rhizocarpon geographicum*, *Verrucaria rupestris*, *V. Hoffmannii*, *V. maura*, *V. calciseda*, *Psora lucida*, *P. decipiens*, *Manzonia Cantiana*, *Heppia virescens* und zahlreiche Arten von *Lecidea*, *Collema*, *Synalissa*, *Omphalaria*. Diese Flechten scheinen am besten bei $L = 1 - \frac{1}{10}$ zu gedeihen; die Minima des Lichtgenusses einzelner dieser Species reichen bis $\frac{1}{50}$.

Zukal weist nach, daß die hauptsächlichste Wohnstätte der Flechten die Polarländer und die hochalpine Region ist, wo sie massenhaft und bei freier Exposition vorkommen. Hingegen fehlen sie in den baumlosen Ebenen der Tropen. Im heißen Erdgürtel kommen fast nur Schattenflechten vor, an Baumstämmen, insbesondere in Wäldern angesiedelt, an Masse gegen die nordischen und polaren stark zurücktretend.

Der genannte Forscher hat ferner nachgewiesen, daß der Bau der Flechten mit den Lichtverhältnissen ihres Standortes in ursächlichem Zusammenhange steht. Die Rindenschichte wird desto stärker ausgebildet, je intensiver das Licht des Standortes ist. Er sagt: »Bei den tropischen Lichtflechten, deren Zahl allerdings nicht groß ist, geht die Unwegsamkeit der Rinde für das Licht oft so weit, daß die Gonidienschicht auf das äußerste reduziert erscheint, ja es kommen Fälle vor, daß die Gonidien unter der allzustark verdickten Rinde verkümmern. Solche Fälle konnte ich bei *Chlorangium Jussuffii*, *Cladonia miniata*, *Parmelia Hottentotta*, *Ramalina decipiens* und mehreren tropischen Arten von *Roccella*, *Sticta* und *Usnea* konstatieren. Auch die hochalpinen Flechten machen selbst in feuchter Lage ihre Rinde für das Licht wenig durchlässig, weil auch sie einer weit größeren Lichtintensität ausgesetzt sind, als die Flechten der Ebene und des Mittelgebirges.« Zukal ließ nicht unerwähnt, daß die starke Entwicklung der Rinde wohl auch als Transpirationsschutz diene. Allein im Vergleiche zum Lichtschutz scheine ihm der durch die Rinde gewährte Transpirationsschutz mehr sekundären Charakters[1]). Eine Bestätigung seiner Auffassung erblickt Zukal in der Tatsache, daß Flechten, welche auf sehr sonnigen Standorten ihre Rinde sehr stark verdicken, im Schatten die Rinde »verdünnen«; nach seinen Beobachtungen kommt es sogar vor, daß in tiefem Schatten die Rindenbildung gänzlich unterbleibt.

Sehr merkwürdig erscheint die Tatsache, daß Flechten existieren, deren Apothecien eine bestimmte fixe Lichtlage annehmen, andere, deren Apothecien sich völlig aphotometrisch verhalten. An *Usnea*

[1]) l. c. S. 209 Anmerkung.

barbata var. *florida* habe ich die fixe Lichtlage der Apothecien zuerst wahrgenommen[1]). Ich habe gefunden, daß die Orientierung durch das diffuse Licht veranlaßt wird und zum euphotometrischen Charakter der Apothecien führt. Zukal hat meine Angabe bestätigt gefunden. Er nennt noch folgende Arten mit photometrischen Apothecien: *Cornicularia aculeata*, *C. tristis*, *Evernia furfuracea*, *E. vulpina*, *E. prunastri*, *Tornabesia chrysophthalma*, *Physcia ciliata*.

Die Annahme der fixen Lichtlage der Flechten-Apothecien wird bei manchen Arten durch besondere Einrichtungen bewirkt. So bildet bei den großen Arten von *Parmelia*, *Xanthoria* und *Physcia* der Thallus eigentümliche Träger aus, nämlich kurze hohle Stiele, welche die Orientierung der Apothecien zum Lichte besorgen. Vom Thallus selbst kann die Stellung der Apothecien zum Lichte nicht ausgeführt werden, da derselbe bei den genannten Gattungen durch Rhizinen auf dem Substrate befestigt ist. Wenn die Apothecien an frei emporragenden stielförmigen oder ähnlich gestalteten Thalluspartien zur Entwicklung kommen, wie bei den Strauchflechten, z. B. bei *Usnea*, dann ist natürlich der gewöhnliche vegetative Thallus befähigt, die fixe Lichtlage der Apothecien selbst zu bewerkstelligen.

Sehr interessant gestaltet sich die Annahme der fixen Lichtlage der Apothecien bei *Nephroma* und Verwandten. Zukal schreibt über diesen Vorgang das Folgende: »Hier werden die Apothecien gegen alle Regel an der Unterseite des Thallus gebildet, und zwar immer am Rande des letzteren. Sobald sich aber diese Apothecien ihrer Reife nähern, schlägt sich der untere Thallusrand krämpenartig nach oben, und durch diese Thalluskrümmung werden die Apothecien wieder quer gegen das einfallende Tageslicht orientiert.«

Über den Lichtgenuß der Flechten finden sich einige Bemerkungen bei G. Bitter[2]). Er hebt den »verschiedenen Lichtgenuß« der Flechten im allgemeinen und mit Rücksicht auf einzelne besonders angeführte Spezies ausdrücklich hervor und zeigt, daß Flechten existieren, welche je nach dem Grade der Beleuchtung ihre Farbe stark ändern und andere, welche ihre Farbe bei verschiedener Lichtintensität konstant erhalten. Zu den ersteren zählt er *Parmelia tubulosa*, *P. vittata*, *P. obscurata* und *P. farinacea var. obscurascens*. Besonders auffallend wirkt hohe Lichtintensität auf die Farbenänderung der *P. obscurata* ein. Bei starker Sonnenbeleuchtung haben diese Flechten eine dunkle Farbe, bei schwächerer Beleuchtung sind sie aschgrau bis grasgrün gefärbt. *Parmelia physodes* behält bei den verschiedensten Beleuchtungsverhältnissen ihr charakteristisches Grau.

[1]) Mitgeteilt von Zukal l. c. S. 14.
[2]) Variabilität einiger Laubflechten (1901).

Auch Gestaltsänderungen des Thallus werden nach Bitter durch Lichtintensitätsänderungen hervorgerufen. Leider hat der Verfasser keine Lichtintensitätsmessungen vorgenommen und spricht nur von starker Sonnen- und schwacher Tagesbeleuchtung.

4. Lichtgenuß der Gräser.

Der aphotometrische Charakter des Blattes bildet bei den Gräsern die Regel, photometrisches Laub kommt bei ihnen fast ausschließlich nur den baumartigen Formen (Bambusen) zu.

Es ist hier zunächst von den gewöhnlichen, nicht baumförmigen Gräsern die Rede. Die kosmopolitschen Gräser sind den verschiedensten Lichtstärken angepaßt. Die Regel ist sowohl bei frei exponierten, als bei ausgesprochenen Schattengräsern eine geringere Weite der Grenzwerte bei vollkommener Ausbildung der ganzen Pflanze. Auf freieren Stellen vorkommende Gramineen weichen nur wenig vom Maximum des Lichtgenusses ab. Einzelne von den Schattengräsern kommen indes im nicht blühenden Zustande bei sehr geringen Helligkeiten vor. Bei uns findet man Grasanflug noch bei $\frac{1}{60}$—$\frac{1}{70}$ des Gesamtlichtes (bei einem Intensitätsmaximum von 0.02), in den Tropen noch bei $\frac{1}{100}$ (Intensitätsmaximum = 0.015). Der Waldschatten reicht aber bei uns noch weit unter $\frac{1}{60}$, und in den Tropen unter $\frac{1}{100}$ des Gesamtlichtes; aber Grasanflug ist bei so geringen Lichtintensitäten nicht mehr zu bemerken.

In der Umgebung von Wien habe ich die folgenden drei Gräser genauer auf ihren Lichtgenuß geprüft.

		L	Größte Intensität
Poa annua.	Anfangs März	$1-\frac{1}{3}$	0.893—0.297
	Anfangs April	$1-\frac{1}{4}$	1.000—0.250
	Ende April . .	$1-\frac{1}{7}$	1.100—0.150
	Mitte Mai . .	$1-\frac{1}{14}$	1.300—0.092

Im Juni sinkt das Minimum des Lichtgenusses noch weiter (maximale Intensität 0.057). Das Maximum des Lichtgenusses liegt hier wohl unter 1, konnte aber nicht genau bestimmt werden. Auf trockenem sandigem Boden verkümmert die Pflanze im Hochsommer, ist aber auch auf gutem Boden reduziert, bildet kurze fast blattlose Halme und gedrungene Blütenstände aus. Freilich wird sie hier häufig von höheren sich erhebenden Gräsern überwachsen, dadurch im Lichtgenuß etwas eingeschränkt (»verschleiert«; s. oben S. 100) und kommt dann zur besseren Ausbildung[1]).

[1]) Über den Lichtgenuß von *Poa annua* in Kairo im Vergleiche zu Wien s. oben S. 31 und weiter unten.

Dactylis glomerata. Zur Blütezeit — im Sommer — ist der Lichtgenuß dieser Pflanze = $1-\frac{1}{39}$. Innerhalb dieser Grenzen verhält sie sich verschieden. Bei $L = 1-\frac{1}{11}$ fand ich die Pflanze normal ausgebildet mit gedrungenen breiten Blütenknäueln. Von $\frac{1}{11}-\frac{1}{30}$ bildet sich eine Schattenform mit kurzen Stengeln und schmaler langgezogener Blütenrispe aus. Bei hoher Lichtstärke ($L = 1-\frac{1}{1.2}$) bleiben die Stengel kurz, aber die Blütenstände kommen zu immer kräftigerer Ausbildung. Bei $L = \frac{1}{39}$ fand ich sie nicht mehr blühend. Solche sterile Exemplare reichen bis zu einem Waldschatten, dessen Lichtstärke nur $\frac{1}{52}$ des gesamten Tageslichtes beträgt.

Hordeum murinum. Im Sommer, zur Blütezeit ist $L = 1-\frac{1}{4}$ (bei einer maximalen Intensität = 1.3—0.325). Nur bis zu dem genannten Minimum ($\frac{1}{4}$) blüht und fruchtet die Pflanze; steril geht sie auch in den Schatten, bis zu welcher Grenze wurde aber nicht bestimmt.

Von den drei genannten Gräsern weist *Hordeum murinum* den höchsten Lichtgenuß auf, da es durch das relativ höchste Minimum charakterisiert ist. Es gibt indes Gräser, welche ein noch höheres Minimum haben. Unter unsern Gräsern fand ich ein Minimum von $\frac{1}{3}$, bei *Poa dura.*

Die auf den Rasenflächen des Esbekieh-Gartens in Kairo stellenweise vorkommende *Poa annua* habe ich genau auf ihre Lichtverhältnisse geprüft und auch eine andere Grasart in die Beobachtung einbezogen, welche in bezug auf ihren Lichtgenuß ein sehr charakteristisches Verhalten darbietet, nämlich *Stenotaphrum americanum.* Dieses Gras bedeckt die nicht oder nur zeitweise und wenig beschatteten Rasenflächen des genannten Gartens, und es soll die hohen Luft- und Bodentemperaturen und die hohen Lichtintensitäten besser vertragen als alle anderen Grasarten, welche in den Gärten Kairos zur Rasenbildung versuchsweise verwendet wurden. Wo der Boden stark und durch längere Zeit beschattet ist, tritt diese Grasart zurück. So viel ich gesehen habe (anfangs bis Mitte März), ist für diese Pflanze $L = 1-\frac{1}{3}$ (Intensitätsmaxima = 0.893—0.297). Von hier an, tiefer in den Schatten der Bäume hinein, treten neben *Oxalis corniculata* andere Grasarten auf. Unter diesen Gräsern habe ich nur *Poa annua* auf den Lichtgenuß genauer untersucht. Ich fand sie in den ersten Tagen des März nirgends bei $L = 1$ (Intensitätsmaximum = 0.752—0.839), sondern erst vom äußeren Schatten ($L = \frac{1}{3}$; Intensitätsmaximum = 0.250—0.279) bis in den tieferen inneren Schatten der Bäume (*Ficus elastica* und *bengalensis*; $L = \frac{1}{9}-\frac{1}{13}$, maximale Intensität = 0.093—0.057), und zwar im blühenden Zustande. Daß sie in freier Exposition bei einer Intensität von 0.8 nicht, oder nur

sehr vereinzelt auf den Rasenplätzen auftritt, während sie bei uns noch Intensitäten von 1 und sogar darüber verträgt, scheint wohl nur darin begründet zu sein, daß sie von *Stenotaphrum* auf sonnigen Standorten verdrängt wird. Anfangs März geht *Poa annua* bei uns nur bis $\frac{1}{3}$ in den Schatten (siehe oben S. 31). Aber selbst wenn bei uns jene mittägliche Sonnenhöhe erreicht ist, wie in Kairo zur Zeit meiner Beobachtungen (3. März, Sonnenstand zu Mittag in Kairo 53°18′) d. i. Mitte April, so ist sie noch nicht bei so niederen Lichtstärken wie in Kairo zu finden. In einem früheren Abschnitte (S. 31—32) sind diese Beobachtungen benutzt worden, um den Lichtgenuß einer weitverbreiteten Pflanze, für verschiedene Verbreitungsgebiete in Kalorien auszudrücken. In dem Abschnitte über den Zusammenhang zwischen Lichtgenuß und geographischen Verbreitung komme ich auf die hier mitgeteilten Beobachtungen nochmals zurück.

Während meines Aufenthaltes in Java habe ich den Lichtgenuß von zwei dort gemeinen Gräsern genau verfolgt; es sind dies *Paspalum platycaule* und *Orthopogon Burmannii*[1]).

Das erstere dieser beiden Gräser geht im sterilen Zustand allerdings bis $L = \frac{1}{30}$ (maximale Intensität = 0.053) in den Schatten, aber blühend fand ich es nur bei $L = 1 - \frac{1}{3}$ (bei maximalen Intensitäten = 1.582—0.52). Indes selbst innerhalb dieser engen Grenzen der Beleuchtung verhält sich die Pflanze verschieden, indem sie bei $L = 1$ kleine Blätter und gedrungene Blütenstände ausbildet und auch bei $L = \frac{1}{3}$ reduziert erscheint, hingegen bei $\frac{1}{1.8} - \frac{1}{2.2}$ viel üppiger, sowohl was das Blatt, als die Blütenstände anbelangt, ausgebildet ist.

Das oben genannte *Orthopogon* blüht auch an schattigen Stellen. Wodurch dieses Gras aber ausgezeichnet ist, das ist die Fähigkeit desselben, blütenlos bis in die Tiefe des Schattens einzudringen, wie kaum ein anderes Gras und vielleicht nur wenige phanerogame Pflanzen der Tropen. Ich fand die Rasen dieses Grases unter *Cynometra* noch bei $L = \frac{1}{52}$ (maximale Lichtintensität = 0.032), in kleiner Menge unter diesem Baume selbst noch bei $L = \frac{1}{82}$ (bei einer maximalen Intensität = 0.019 und einer mittleren Intensität = 0.008), ja in spurenweisen Anflügen im Schatten einer *Myristica moschata* bei $L = \frac{1}{100}$ (bei einer maximalen Lichtintensität = 0.016), aber nicht mehr im Schatten des tiefsten Palmendickichts, nämlich bei $L = \frac{1}{120}$ (maximale Intensität = 0.011, mittlere = 0.003).

---

[1]) Nach Bestimmungen, welche ich Herrn Dr. V. Schiffner verdanke. In betreff der zweitgenannten Pflanze teilt mir Herr Dr. Schiffner mit, daß die von mir beobachtete Pflanze unter dem Namen *Orthopogon Burmannii* R. Br. (*Oplismenus Burmannii* P. Beauv.) gehe, daß sie aber eine andere, neue Species repräsentiere, welche er unter dem Namen *Orthopogon Wiesneri* beschreibt.

Hordeum jubatum. In Nordamerika von mir an verschiedenen Orten beobachtet. In Yellowstonegebiete in Seehöhen von beiläufig 1500 bis 2500 m L = 1—$\frac{1}{5}$. In geringen Seehöhen (Chicago 180 m, St. Paul 220 m) ist das Maximum wohl auch = 1, aber das Minimum ist kleiner als auf großen Seehöhen, beträgt nämlich $\frac{1}{9}$—$\frac{1}{8}$. In dem Abschnitt über den Zusammenhang zwischen Lichtgenuß und geographischer Verbreitung kommen diese Beobachtungen zur Diskussion. —

Wie schon bemerkt, besitzen die gewöhnlichen Gräser aphotometrische Blätter. Sie nehmen keine fixe Lichtlage ein, ja selbst eine Orientierung der Blattseiten zum Lichte fehlt in der Regel. Für das lange schmale Grasblatt, welches bei jedem Luftzug hin- und herflattert, wobei einmal die Ober- dann wieder die Unterseite dem Lichte zugewendet wird, ist eine fixe Lichtlage auch zwecklos.

Die Blätter mancher Gräser nehmen oft eine zweckmäßige Lichtlage an, wenden nämlich ihre Oberseite dem Lichte zu, aber ganz passiv, ohne photometrisch zu sein (pseudophotometrische Blätter). Es sind dies Gräser mit langen, schmalen, dünnen, herabhängenden Blättern. Ein Übergang des aphotometrischen zum photometrischen Laubblatte kommt bei manchen unserer Gräser vor, nämlich immer dann, wenn kurze Blätter an langen Halmen stehen; dieselben wenden stets die Oberseite dem Lichte zu. Es kommt dies z. B. bei *Dactylis glomerata* vor, wo die an den blütentragenden Halmen stehenden kurzen Blätter photometrisch (oligophotometrisch), die grundständigen aber aphotometrisch sind.

Was aber die baumartigen Gramineen (Bambusen) anlangt, so habe ich während meines Aufenthaltes in Java mich davon überzeugt, daß ihr Laub typisch photometrisch ist, und zwar habe ich Formen beobachtet, welche panphotometrisch und andre, welche geradezu euphotometrisches Laub besitzen. Die Minima des Lichtgenusses liegen sehr niedrig, was ja bei Bäumen häufig vorkommt.

Indem die Gräser phylogenetisch baumartig werden, ändern sie ihren biologischen Charakter um und nehmen alle jene Eigentümlichkeiten an, welche für das Baumleben erforderlich sind: Das Blatt wird photometrisch, sein Lichtgenuß ist geregelt, und während die gewöhnlichen Gräser keinem Laubwechsel unterliegen, ihre Blätter vielmehr an den Halmen zu Grunde gehen, sehen wir bei Bambusen einen regelrechten Laubfall: die Blätter der Bambusen bilden ihre Trennungsschichten an der Grenze zwischen Spreite und Vaginalteil aus; die Spreiten fallen ab, oft noch im grünen Zustande, die Blattscheiden bleiben vergilbt am Stammgewächs und verwesen hier[1]).

[1]) Wiesner, Biologie, 2. Aufl. (1902) S. 88.

Daß auch unter den nicht baumartigen Gräsern einzelne existieren, welche photometrische Spreiten ausbilden, wurde oben (S. 78) auf Grund einer experimentellen Prüfung bezüglich des tropischen Grases *Oplismenus imbecillus* (*Panicum variegatum*) gezeigt.

5. Lichtgenuß einiger krautiger und staudenartiger Gewächse.

Bellis perennis blüht wohl das ganze Jahr hindurch, tritt aber im Frühling am reichlichsten auf. Im ersten Frühlinge und im Spätherbst blüht die Pflanze nur bei völlig freier Exposition. Von Mitte Mai findet sich die Pflanze blühend im Halbschatten und geht im Juni tiefer in den Schatten. Der Lichtgenuß dieser Pflanze liegt zwischen 1 und $\frac{1}{5.4}$.

		Maximale Lichtintensität
Volle Entwicklung der Pflanze (Wien)	im April $1-\frac{1}{2}$	0.942—0.471
	„ Mai $1-\frac{1}{3.3}$	1.125—0.341
	„ Juni $1-\frac{1}{5.4}$	1.300—0.240

Wie man sieht, sinkt mit dem Fortschreiten der Jahreszeit vom Frühling zum Sommer das Minimum des relativen Lichtgenusses. Aber auch das Minimum des absoluten Lichtgenusses sinkt mit steigender Temperatur von April bis Juni. Die maximalen Lichtintensitäten welche beim Minimum des relativen Lichtgenusses ($\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3.3}$ und $\frac{1}{5.4}$) zu beobachten sind, fallen wie aus der Tabelle zu ersehen ist.

Taraxacum officinale Der Lichtgenuß der Pflanze schwankt in Wien zwischen $1-\frac{1}{12}$. Auch bei dieser Pflanze sinkt mit zunehmender Wärme das Maximum des Lichtgenusses. (S. oben S. 16.)

		Maximale Lichtintensität
Volle Entwicklung der Pflanze	April . . . $1-\frac{1}{4}$	0.942—0.235
	Mai—Juni $1-\frac{1}{12}$	1.300—0.108

Ich erinnere daran, daß im hohen Norden diese Pflanze nur auf völlig freien Standorten zur vollen Entwicklung kommt. Ihr Lichtgenuß ist dort konstant = 1.

Ornithogalum umbellatum. Tritt in Wien nie bei völlig freier Exposition auf. $L = \frac{1}{1.1} - \frac{1}{3.8}$ (maximale Lichtintensitäten 0.923—0.242).

Corydalis cava kommt in der Ebene oder im Hügellande auf gedecktem Standorte vor, $(L = \frac{1}{2} - \frac{1}{4})$ nur einer maximalen Intensität = 0.25—0.40 ausgesetzt. Diese Werte wurden in Wien beobachtet. In der subalpinen Region (Hohenberg in Niederösterreich; Seehöhe 417 m; der Beobachtungsort hatte eine beiläufige

Seehöhe von 500 m) fand ich aber die Pflanze in völlig freier Exposition vor. Der Lichtgenuß beträgt dort 1 und sinkt höchstens auf $\frac{1}{1.2}$ (maximale Intensität = 0.56 — 0.47). In derselben Gegend fiel es mir auf, daß auch *Anemone nemorosa* viel freier als in der Ebene oder im Hügellande bei uns anzutreffen ist. Nimmt man nur auf die Intensität des Lichtes Rücksicht, so sollte man gerade das umgekehrte Verhalten vermuten; denn mit der Zunahme der Seehöhe nimmt die Intensität des Lichtes, vor allem die Intensität der sogenannten chemischen Strahlen zu; es müsste also gerade auf hochgelegenen Standorten ein Schutz dieser Pflanze gegen das starke Licht vermutet werden. Eine Erklärung dieser merkwürdigen Tatsache werde ich erst in einem später folgenden Abschnitt zu geben versuchen.

Anemone nemorosa. Wien. Mitte April. L = $\frac{1}{2.5}$ — $\frac{1}{3}$. Optimum zwischen $\frac{1}{2.5}$ — $\frac{1}{3.8}$. In Hohenberg fand ich das Maximum von L bei $\frac{1}{1.3}$.

Hepatica triloba blüht im April in der Umgebung Wiens bei $\frac{1}{1.8}$ — $\frac{1}{6}$ (maximale Intensität 0.555 — 0.166). Ich habe das Verhalten dieser Pflanze, sowohl bezüglich der Blüten- als Laubentwicklung im Buchen- und im Föhrenwalde verfolgt. Während im unbelaubten Buchenwalde die Lichtstärke im April etwa $\frac{1}{1.5}$ — $\frac{1}{2}$ beträgt und nur im Schatten der Baumstämme bis $\frac{1}{6}$ sinken kann, beträgt die mittlere Lichtstärke innerhalb des Föhrenbestandes $\frac{1}{11}$ (maximale Intensität = 0.099). Stehen die Bäume, was ja für den Föhrenwald Regel ist, nicht dicht neben einander, so wechseln hellere Stellen des Waldbodens mit dunkleren ab. Ich fand nun *Hepatica* im Föhrenwalde nie an den stark beschatteten, sondern stets nur an den helleren Stellen; beispielsweise niemals am Grunde der Stämme, während sie im Buchenwalde an solchen Stellen häufig zu finden ist.

Im belaubten Buchenwalde findet man beblätterte Exemplare von *Hepatica* bis zu einer Intensität von $\frac{1}{15}$ und hin und wieder auch noch darunter. Es tritt also diese Pflanze im Buchenwalde bei niedereren Lichtintensitäten als im Föhrenwalde auf. Der Grund dieses verschiedenen Verhaltens liegt in der frühen Blattentwicklung dieser Pflanze, welche sich vollzieht, bevor der Buchenwald noch belaubt ist. Während der Blattentwicklung der *Hepatica* im Buchenwalde (Mitte April) ist dieser noch wenig belaubt, und die Lichtintensität des Buchenschattens beträgt in dieser Zeit $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{8}$. Bei dieser Lichtintensität kommen also die Blätter der *Hepatica* zur Entwicklung, aber sie bleiben erhalten und funktionieren noch bei viel geringeren Intensitäten. So erklärt es sich also, daß *Hepatica* im Buchenwalde in tieferen Schatten als im Föhrenwalde vorkommt; in

beiden findet sie genügend Licht zur Blattentwicklung, aber sie erträgt stärkere Beschattung als ihr im Föhrenwalde zu Teil wird.

Hepatica blüht somit bei $\frac{1}{1.8} - \frac{1}{6}$, gewöhnlich $\frac{1}{2} - \frac{1}{3}$ und entwickelt die Blätter bei $\frac{1}{3} - \frac{1}{8}$. Herangewachsen finden wir die Blätter normal und funktionierend bis $\frac{1}{15}$ und darunter (im äußersten, sehr selten vorkommenden Falle bei $\frac{1}{27}$ [maximale Intensität = 0.036], aber schon nicht mehr assimilierend und deshalb verkümmernd).

Lamium purpurcum. L (max) = 1, sowohl im April als Mai; normal entwickelt geht sie in den Schatten bis $\frac{1}{2}$, später bis $\frac{1}{3.5}$. Auch in viel tieferem Schatten habe ich sie ausnahmsweise auch, aber in entschieden etioliertem Zustande, blühend gefunden. Auf dem natürlichen Pflanzenstandorte gibt es in der Regel kein Etiolement. Auf diese merkwürdige Abweichung von der Regel komme ich weiter unten (Abschnitt: Analyse des Lichtgenusses) zurück.

Lamium maculatum, April—Mai. $L = \frac{1}{1.5} - \frac{1}{8}$, (maximale Lichtintensität = 0.800 — 0.150).

Cardaria Draba, Mai $L = 1 - \frac{1}{10}$.

Sisymbrium Alliaria, Mai. $L = \frac{1}{3} - \frac{1}{11}$; bei $\frac{1}{11}$ schon armblättrig.

Salvia pratensis, Mai. $L = 1 - \frac{1}{2.5}$ (maximale Lichtintensität = 1.200 — 0.480).

Orobus vernus. Ende April, anfangs Mai. $L = \frac{1}{3} - \frac{1}{5}$.

Chelidonium majus. Blattentwicklung bei $L = \frac{1}{2} - \frac{1}{3.8}$ im April; Blüte Ende April und Mai bei $\frac{1}{3} - \frac{1}{8}$, im Juni und Juli erscheint diese Pflanze noch im tieferen Schatten.

Capsella bursa pastoris. Blüht im März und April bei $L = 1 - \frac{1}{5}$, im Mai bei $1 - \frac{1}{10}$ und scheint im Juni und Juli in noch tieferem Schatten zu gedeihen.

Euphorbia Cyparissias blüht im April bei $\frac{1}{1.4} - \frac{1}{3.9}$, im Mai und Juni im Walde selbst noch bei $L = \frac{1}{12}$.

Lithospermum arvense L. Anfangs Mai ist $L = 1 - \frac{1}{3}$.

Cynanchum vincetoxicum. Mai bis Juli. Nach zahlreichen Beobachtungen wächst diese Pflanze im Freien bei $L = \frac{1}{1.5} - \frac{1}{33}$ (maximale Intensität = 1 — 0.045); bei $\frac{1}{30} - \frac{1}{33}$ schon deutlich verkümmert. Sie blüht bei $L = \frac{1}{1.5} - \frac{1}{22}$ (maximale Intensität = 1 — 0.068); bei $\frac{1}{20} - \frac{1}{22}$ ist sie schon armblütig (s. Fig. 19).

Convallaria multiflora. Mai. Blattentwicklung bei $L = \frac{1}{1.8} - \frac{1}{8}$, zur Blütezeit ist $L = \frac{1}{10} - \frac{1}{14}$.

Parietaria erecta. Starkes Wachstum der Vegetationsorgane im Mai; $L = \frac{1}{6} - \frac{1}{8}$ (maximale Intensität = 0.211 — 0.150). Im Juni wachsend und blühend; $L = \frac{1}{6.2} - \frac{1}{61}$ (maximale Intensität = 0.229 — 0.023). Bei der stärksten Beleuchtung, welche diese Pflanze im Sommer

verträgt, sind die Blätter klein, blaßgrün, die Stengelglieder kurz, und es werden nur wenig Blüten gebildet. Auch die im Minimum der Beleuchtung zur Entwicklung gekommene Pflanze hat relativ kleine Blätter und bringt nur wenige Blüten hervor.

Die oben angegebenen Werte für L bezeichnen die Stärke jenes Lichtes, welches *Parietaria* von außen bekommt, das sie also im Schatten jener Holzgewächse, unter welchen sie sich aufhält, empfängt Durch Selbstbeschattung sinkt für die tiefer stehenden Blätter dieser Pflanze der Wert noch beträchtlich tiefer.

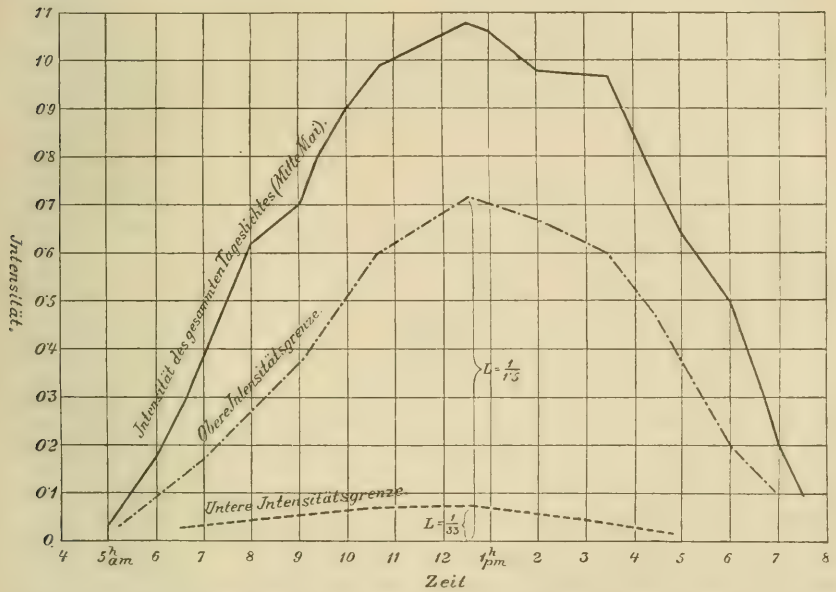

Fig. 19. Lichtgenuß von *Cynanchum vincetoxicum*. Zur Erläuterung wurde auch die Intensität des gesamten Tageslichtes dargestellt.

Thymus serpyllum. $L = 1 - \frac{1}{4.2}$ Juni (maximale Intensität = 1.412 bis 0.336).

Sedum acre. $L = 1 - \frac{1}{2.1}$, (maximale Intensität = 1.352—0.643). Die Vegetationsorgane dieser Pflanze entwickeln sich im diffusen Tageslichte (dem nördlichen Himmel zugewandt) ganz normal. Es ist aber nicht gelungen, in diesem Lichte — also bei völligen Ausschluß des direkten Sonnenlichtes — diese Pflanze zum Blühen zu bringen (s. oben S. 84). Unter den gleichen Verhältnissen aber blühten *Impatiens Balsamina*, *Reseda odorata*, *Ipomaea purpurea* und *Tropaeolum majus* und brachten keimfähigen Samen hervor[1]).

[1]) Wiesner, Compt. rend. (1898).

Prenanthes purpurea. $L = \frac{1}{10} - \frac{1}{30}$. Üppiges Wachsen und Blühen bei $L = \frac{1}{18}$, Juli. Bei $L = \frac{1}{20} - \frac{1}{30}$, August, zu Kirchdorf in Oberösterreich; nur verkümmerte Blüten hervorbringend oder gänzlich blütenlos.

Senecio vulgaris. Bei $L = 1 - \frac{1}{32}$ blühend und fruchtend[1]).

Cardamine trifoliata. Nach Kißling $L_{min} = \frac{1}{20}$, desgleichen *Viola silvatica*, *Carex digitata*, *Sanicula europaea*, *Mercurialis perennis*, *Dentaria enneaphylla* und *bulbifera* und *Paris quadrifolia.*

Lichtgenuß einiger *Geranium*-Arten, nach Beobachtungen, welche im Sommer 1905 zu Friesach in Kärnten (Seehöhe der Talsohle 637 m) angestellt wurden[2]).

Geranium pratense. $L = 1 - \frac{1}{6}$. 300 m über der Talsohle wurde als Maximum $\frac{1}{3}$ beobachtet. Unterhalb $\frac{1}{6}$ wurden Stöcke dieser Pflanze beobachtet, welche normale Blätter aber keine Blüten hervorbrachten.

G. phaeum. $L = \frac{1}{1.75} - \frac{1}{18}$. 300—400 m über der Talsohle betrug das Maximum $\frac{1}{1.25}$.

G. palustre. Maximum unter 1. Die Beobachtungen waren unzureichend für eine genaue Ermittlung dieses Wertes. Minimum $= \frac{1}{14}$.

G. Robertianum. $L = \frac{1}{1.35} - \frac{1}{25}$.

Colchicum autumnale. Es wird als Standort durchweg angegeben: Wiesen. Daraus möchte man ableiten, daß der relative Lichtgenuß dieser Pflanze = 1 ist oder von diesem Werte nur sehr wenig abweicht. Diese Pflanze geht aber doch bis zu einer bestimmten Tiefe in den Schatten der Laubwälder. Nach meinen in der Umgebung von Wien und in Kirchdorf in Oberösterreich angestellten Beobachtungen ist $L = 1 - \frac{1}{8}$.

Der eben angeführte Wert des relativen Lichtgenusses bezieht sich sowohl auf die beblätterte als auf die blühende Pflanze. Denn die Beleuchtungsverhältnisse des Standortes bleiben konstant, da das Blühen dieser Pflanze sich vor der Entlaubung der Laubwälder, in die sie, wie gesagt, bis zu einer bestimmten Grenze eindringt, vollzieht, die Blattentwicklung aber nach vollendeter Belaubung eintritt.

Hingegen ist der absolute Lichtgenuß der beblätterten von der blühenden Pflanze verschieden. Die maximale Intensität beträgt für erstere 1.5—0.18, für letztere 0.85—0.10.

Matricaria discoidea. Diese nunmehr fast kosmopolitisch gewordene Komposite fand ich Ende August im blühenden Zustande bei Mammoth Hot Springs im Yellowstonegebiet, wo sie stellenweise

[1]) Es wurde oben (S. 71) darauf hingewiesen, daß diese Pflanze in milden Wintern, nachdem sie sich im Herbste ausgesät hat, ein zweites Mal blüht und sogar fruchtet. Sie nimmt unter diesen abnormen Verhältnissen den Charakter einer ephemeren Pflanze an, was nur bei einem Gewächs möglich ist, dessen Lichtgenuß durch weit auseinanderliegende Grenzen charakterisiert ist.

[2]) Lichtgenuß einiger Geranien (1905).

reichlich an Waldrändern auftritt. Sie kommt aber auch bei völlig freier Exposition vor. Das Minimum des relativen Lichtgenusses fand ich niemals unter $\frac{1}{2}$, so daß auf dem genannten Standorte der Lichtgenuß dieser Pflanze $= 1 - \frac{1}{2}$ ist.

Dysodia chrysanthemoides. Diese Komposite habe ich am 12. September sehr häufig in der Umgebung von Colorado Springs, insbesondere auf unbebauten Stellen gefunden, wo sie frei exponiert auftrat. Sie geht aber bis zu einer bestimmten Grenze auch in den Schatten; so fand ich sie auch häufig im lichten Schatten von Pappeln (*Populus accuminata* und *deltoides*). Nach mehreren von mir vorgenommenen Messungen ist der relative Lichtgenuß dieser Pflanze auf den beobachteten Standorten (1860—1900 m) $= 1 - \frac{1}{3.5}$.

Eryophyllum integrifolium. Diese Komposite fand ich am 2. September im blühenden Zustande häufig in der Umgebung des Cañon auf einer Seehöhe von beiläufig 8000 a. F. Der Lichtgenuß derselben war $= 1 - \frac{1}{5}$.

Phacelia leucophylla. An dieser schönen Hydrophyllacee, welche ich Ende August im Yellowstonepark noch reichlich im blühenden Zustande gefunden habe, konnte ich einige interessante Wahrnehmungen über die Lage der grundständigen Blätter (sogenannte Wurzelblätter) bei verschiedener Beleuchtung anstellen.

Die Pflanze kommt zumeist bei angenähert freier Exposition ($L = \frac{1}{1.2} - \frac{1}{1.4}$) vor, indes auch im vollen Tageslichte ($L = 1$). Nach meinen Aufzeichnungen läge das Minimum des Lichtgenusses bei $\frac{1}{3}$; doch habe ich die Lage des Minimums bei dieser Pflanze nicht mit der nötigen Aufmerksamkeit zu verfolgen Gelegenheit gefunden. Hingegen konnte ich feststellen, daß sie bei freier oder angenähert freier Exposition ihre grundständigen Blätter mehr oder weniger stark aufrichtet. Unter diesen Beleuchtungsverhältnissen ist das Blatt dieser Pflanze panphotometrisch; es empfängt viel diffuses Licht, wehrt sich aber schon gegen zu starke direkte Insolation. Wenn aber die Pflanze so gegen das Tageslicht orientiert ist, daß sie einen ansehnlichen Teil des gesamten diffusen Tageslichtes als Oberlicht erhält, hingegen der direkten Wirkung des Sonnenlichtes nicht oder nur wenig ausgesetzt ist, dann werden die Wurzelblätter euphotometrisch, sie stellen sich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht, und wenn dies von oben kommt, genau horizontal.

Die Einwirkung eines scharf abgeschnittenen Oberlichtes auf die fixe Lichtlage der Blätter von *Phacelia leucophylla* habe ich nirgends schöner ausgeprägt gefunden, als auf einem bestimmten Standort in der Nähe von Mammoth Hot Springs. Es ist ein Vorkommen, welches den Eindruck macht, wie ein zu gunsten des Beobachters

von der Natur angestelltes Experiment. Ich meine das Auftreten an bestimmten Stellen jener trichterförmig nach oben geöffneten Höhle, welche zu den Sehenswürdigkeiten von Mammoth Hot Springs gehört und als Mc. Cartneys Cave allen Besuchern des Yellowstone-Nationalparkes bekannt ist. Die obere Öffnung der Höhle hat einen Durchmesser von beiläufig 4—5 m. Die Höhle setzt sich etwa zylindrisch nach unten fort und bildet hier eine stark beschattete Ringfläche von 1—2 m Breite, von wo aus sie dann vertikal in die Tiefe hinabragt. Auf der genannten Fläche finden verschiedene kraut- und staudenartige Gewächse ihr Fortkommen. Unter anderen wächst und blüht hier *Phacelia leucophylla*, fast ausschließlich dem diffusen und zwar dem starken, vom Zenith kommenden Tageslichte ausgesetzt; hier ist es, wo ihre Wurzelblätter euphotometrisch werden und auf der genannten Fläche sich horizontal ausbreiten.

Orthocarpus luteus, Scrophulariacee. Mammoth Hot Springs, Ende August, blühend. Auf trocknen und feuchten Standorten (feuchte Wiesen, Bachufer) L = 1—$\frac{1}{5}$.

Sphaeralcea acerifolia. In den letzten Tagen des August fand ich in Mammoth Hot Springs eine schön blühende Malvacee, welche mir wegen ihrer sichtlich relativ starken Lichteinschränkung wert schien, auf den Lichtgenuß geprüft zu werden.

Die vorgenommenen photometrischen Prüfungen ergaben, daß das Maximum des Lichtgenusses dieser Pflanze = 1 ist, daß aber das Minimum des Lichtgenusses der Blätter bis auf $\frac{1}{30}$ sinken kann.

Die oberen Blätter, welche stets eine relativ größere Lichtmenge erhalten, sind panphotometrisch, aber die tiefer situierten Blätter habe ich ausgesprochen euphotometrisch gefunden, und gerade diese Eigentümlichkeit schien mir darauf hinzudeuten, daß diese Pflanze sich auch auf einen sehr geringen Lichtgenuß einrichten kann, was die Beobachtung auch bestätigt hat.

Ich habe auf so großer Seehöhe kein kraut- oder staudenartiges Gewächs gefunden, welches ein so tiefes Lichtminimum aufwies als diese Malvacee. Ihr zunächst kommt eine der unten genannten Asterarten mit einem Lichtminimum = $\frac{1}{25}$.

Lupinus parvifolius. Diese Papilionacee sah ich im blühenden Zustande häufig zwischen Cañon und dem Yellowstone Lake. Sie tritt in freier Exposition auf, geht aber mit *Juniperis nana* und *Achillea Millefolium* auch in lichten Waldesschatten, wo ich als Minimum L = $\frac{1}{6.5}$ beobachtete.

Aster-Arten. Der Lichtgenuß der amerikanischen Arten, zumal der kleinblättrigen *Aster*-Arten ist ein sehr großer. Sie treten auch gewöhnlich im vollen Lichte auf, doch gehen sie, wenn sie nicht

gerade im Wettbewerbe mit Ruderalpflanzen stehen, noch bis $\frac{1}{5}$—$\frac{1}{8}$ oder auch noch tiefer in den Schatten. So z. B. *Aster multiflorus*, welche ich in verschiedenen Gegenden Nordamerikas auf mittleren Höhen bei L = 1—$\frac{1}{8}$ gedeihen sah. In Bismark, wo sie mit Ruderalpflanzen (*Ambrosia artemisiaefolia*, *Lepidium virginicum* u. a.) in Konkurrenz steht, geht sie nicht weiter als bis zu $\frac{1}{3}$ in den Schatten. Auf schattigen Stellen wird sie von den genannten Konkurrenten verdrängt. Die großblättrigen nordamerikanischen Arten weisen ein relativ sehr niedriges Minimum auf. So z. B. *Aster meritus* (Yellowstone Lake), dessen Minimum $\frac{1}{160}$ beträgt. Die Blätter dieser Pflanze haben schon die Tendenz zu euphotometrischer Ausbildung. *Aster conspicuus*, von mir in Mammoth Hot Springs beobachtet, zeigte ausgesprochen euphotometrisches Laub. L = 1—$\frac{1}{25}$. Unter allen von mir beobachteten nordamerikanischen Astern hatte diese Species das geringste Lichtgenußminimum.

Als Pendant hierzu führe ich *Aster leucanthemifolia* an: L = 1—$\frac{1}{2}$; in der Regel tritt sie frei exponiert auf (Mammoth Hot Springs).

In Buitenzorg beobachtete ich eine im Boden wurzelnde kleine Rubiacee, *Geophila reniformis*, welche unter allen von mir im Tropengebiete beobachteten krautigen nichtepiphytischen Dicotylen am tiefsten in den Schatten dringt. Blühend fand ich sie noch bei L = $\frac{1}{61}$ (= 0.026; maximale Lichtintensität = 0.011). Blütenlos geht sie beinahe so tief wie das oben genannte Gras *Orthopogon Burmannii* in den Schatten.

6. Lichtgenuß einiger Epiphyten.

Während meines Aufenthaltes in Buitenzorg (Java) studierte ich den Lichtgenuß einiger tropischer, epiphytisch lebender Orchideen und einiger anderen Epiphyten.

Tropische Orchideen. Im Januar 1894 habe ich im Orchideenquartier des botanischen Gartens in Buitenzorg zahlreiche Lichtintensitätsbestimmungen vorgenommen.

Die dort kultivierten epiphytischen Orchideen sind auf den Stämmen von *Plumiera*-Arten (Apocyneen) kultiviert und werden von dem Laube hochstämmiger Kadongdongs (*Evia acida*, Spondiaceen) überschattet.

Die Helligkeit des im Orchideenquartier herrschenden diffusen Oberlichtes betrug durchschnittlich $\frac{1}{10.8}$ des gesamten Tageslichtes (maximale Lichtintensität = 0.130), das diffuse Vorderlicht an den Stämmen der *Plumiera*-Bäume durchschnittlich $\frac{1}{60}$—$\frac{1}{65}$ des gesamten Tageslichtes (maximale Lichtintensität = 0.025—0.023), das Hinterlicht $\frac{1}{82}$—$\frac{1}{91}$ (maximale Lichtintensität = 0.018—0.016). Bei Sonnen-

beleuchtung steigerte sich die Intensität des einstrahlenden Oberlichtes derart, daß dasselbe $\frac{1}{4.7}$ — $\frac{1}{7.7}$ des gesamten Tageslichtes betrug (maximale Lichtintensität = 0.319—0.194).

Folgende Orchideen fand ich daselbst blühend und in guter Entwicklung vor: *Agrostophyllum javanicum*, *Eria ornata*, *Spathoglossis plicata*, *Thelasis carinata*. Für die genannten Orchideen scheinen die daselbst herrschenden Lichtintensitäten auszureichen. Hingegen dürften folgende daselbst beobachteten Orchideen, nach ihrem Aussehen zu urteilen, nicht mehr die für sie erforderlichen Lichtintensitäten gefunden haben: *Thelasis elongata*, *Dendrobium acuminatissimum*, *Coelogyne Rochussenii*, *C. Lowei*, *C. macrophylla*, *Vanda tricolor* und *Oncidium ampliatum*.

Alle diese Orchideen sind nach der Art der Ausbreitung ihrer Organe vor allem auf das Oberlicht angewiesen. Daß das im Orchideenquartier herrschende, so außerordentlich geschwächte Vorder- (und Hinter-) Licht für die Entwicklung der Orchidee: *Taeniophyllum Zollingeri* nicht ausreicht, geht aus der Tatsache hervor, daß diese in Buitenzorg überall an den Schäften der Bäume platt auf der Rinde wie eine Flechte sich ausbreitende und deßhalb gänzlich auf Vorderlicht angewiesene Orchidee in dem genannten Gartenbezirke fehlt.

Die grünen Vegetationsorgane dieser Orchideen bestehen bekanntlich aus Wurzeln, welche Träger des Chlorophylls sind, mithin als Assimilationsorgane fungieren. Der Stamm ist außerordentlich verkürzt; er trägt kleine Blüten und später nicht minder unansehnliche Früchte. Die parallel zur Stammoberfläche plattgedrückten Wurzeln breiten sich auf der Stammfläche etwa radienförmig aus und erreichen die Länge von mehreren Zentimetern.

Zahlreiche Intensitätsbestimmungen, welche ich bezüglich des wirksamen auf *Taeniophyllum* einfallenden Lichtes zwischen dem 10. Dezember 1893 und 3. Februar 1894 angestellt habe, lieferten folgende Ergebnisse:

	L	maxim. Intensität	mittlere Intensität
Grenzen der Entwicklung .	$\frac{1}{3}$—$\frac{1}{32}$	0.533—0.050	0.166—0.015
Üppigste Entwicklung . . .	$\frac{1}{7}$— $\frac{1}{9}$	0.228—0.177	0.071—0.055
Blüten wurden beobachtet .	$\frac{1}{5}$— $\frac{1}{8}$	0.320—0.205	0.101—0.062

Wie man sieht, fällt das Blühen nur z. T. mit dem für die Vegetationsorgane optimalen Lichtgenusse zusammen. Doch erfolgt das Blühen im Durchschnitt bei höherer Intensität des Lichtes als die Ausbildung der grünen Vegetationsorgane.

Einige andere tropische Epiphyten und Schattenpflanzen. Während *Taeniophyllum* im Orchideenquartier aus Lichtmangel fehlte, war das daselbst auftretende Licht ausreichend für den

auf Java gemeinen epiphytischen Farn *Acrostichum spicatum*. Nach den daselbst und an anderen Orten angestellten Lichtmessungen kommt dieser Farn noch bei L = $\frac{1}{22}$ (maximale Intensität = 0.073) vor; allein bei L = $\frac{1}{12}$ — $\frac{1}{22}$ (maximale Intensität = 0.133 — 0.073) bringt dieser Farn keine Sporen mehr hervor. Bei L = $\frac{1}{10}$ (maximale Intensität = 0.160) gedeiht derselbe sehr gut.

Ich habe oftmals an den Lichtseiten dicker, stark beschatteter Baumstämme *Taeniophyllum* neben *Acrostichum* gesehen; hingegen fehlte nicht selten an den Schattenseiten dieser Bäume das erstere, während das letztere, oft noch in sporenerzeugenden Individuen, auftrat. Dies brachte mich anfangs auf die Vermutung, daß erstere Pflanze lichtbedürftiger als letztere sei. Eine genauere Untersuchung lehrte aber, daß sich die Sache gerade umgekehrt verhält. Wie schon oben bemerkt wurde, ist *Taeniophyllum* auf das Vorderlicht angewiesen; hingegen benötigt *Acrostichum*, auch wenn es an Baumstämmen auftritt, hauptsächlich Oberlicht. Prüft man nun an Ort und Stelle die Stärke des Ober- und Vorderlichtes, so ergibt sich in allen jenen Fällen, wo an den Lichtseiten der Stämme *Taeniophyllum* neben *Acrostichum* auftritt, an den Schattenseiten hingegen das erstere fehlt, daß das Oberlicht stärker als das Vorderlicht ist, und daß das letztere weniger als $\frac{1}{32}$ des allgemeinen Tageslichtes beträgt. Wo gut entwickelte, wenn auch nicht fruktifizierende Exemplare von *Acrostichum spicatum* vorkommen, besitzt das Oberlicht zum mindesten den zweiundzwanzigsten Teil des gesamten Tageslichtes.

Zu den gemeinsten Epiphyten Javas gehört der Farn *Drymoglossum nummulariaefolium*. Für denselben wurde gefunden L = $\frac{1}{4.1}$ — $\frac{1}{10.8}$ (maximale Lichtintensität = 0.363 — 0.138). Am kräftigsten entwickelt sich derselbe bei L = $\frac{1}{7.7}$ — $\frac{1}{8.8}$ (maximale Lichtintensität = 0.193 — 0.169). Bei L = $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ (maximale Lichtintensität = 0.400 bis 0.320) bleiben sowohl die Laub- als die Fruchtblätter klein und waren schon grün-gelblich gefärbt. Bei L = $\frac{1}{4}$ hatten die Laubblätter eine Länge von 10 — 12 mm, die Fruchtblätter von 14 — 17 mm; bei $\frac{1}{8}$ die ersteren eine Länge von 18 — 20 mm, die letzteren von 48 — 68 mm. Bei L = $\frac{1}{10}$ (maximale Lichtintensität = 0.16) und darunter nimmt die Blattgröße wieder ab[1]).

Der vielgenannte charakteristische Farn *Asplenium Nidus* kommt gewöhnlich am Stamme der Bäume im tiefen Schatten vor. Doch lehren die photometrischen Untersuchungen, daß derselbe sich auch höheren Lichtintensitäten anzupassen vermag. Ich konstatierte für denselben L = $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{38}$ (maximale Lichtintensität = 0.4 — 0.042). Tat-

[1]) Über die Beziehung der chemischen Lichtintensität zur Größe des Laubblattes s. Wiesner, Photometr. Unters. I (1893), S. 330ff.

sächlich findet sich dieser Farn manchmal hoch oben in der Laubkrone der Bäume; schon der bloße Anblick läßt da eine verhältnismäßig hohe Lichtstärke vermuten. Am häufigsten fand ich denselben bei $L = \frac{1}{8} - \frac{1}{14}$ (maximale Lichtintensität = 0.198 — 0.113), und zwar stets in gut entwickeltem Zustande.

Im tiefen Schatten der Waringin-Allee in Buitenzorg beobachtete ich konstant zwei Caladien, ferner den Farn *Helminthostachys ceylanica*. An vorübergehend besonnten Stellen der Waringin-Allee sah ich häufig *Leucas linifolia*, eine einjährige Labiate. Die Lichtintensität im Schatten der Waringinbäume (*Ficus Benjamina*) beträgt $\frac{1}{11.5}$ des gesamten Tageslichtes (maximale Lichtintensität = 0.138). Die Intensität des einfallenden (gemischten) Sonnenlichtes betrug im Mittel $\frac{1}{3.4}$ des gesamten Tageslichtes (Intensitätsmaximum = 0.446).

An den Vorderseiten der Stämme und mächtig entwickelten Luftwurzeln der Waringinbäume fand ich *Asplenium Nidus*, *Acrostichum spicatum* und *Drymoglossum nummulariaefolium*. Die Hinterseiten der Stämme und Wurzeln waren frei von Epiphyten, nur ein spärlicher Flechtenanflug war an diesen Stellen zu sehen. —

Im Anschlusse an meine Beobachtungen über tropische Epiphyten bringe ich noch einige Daten über die Lichtverhältnisse unseres bekanntesten Epiphyten, nämlich *Hedera Helix*.

Der Epheu ist bekanntlich dadurch ausgezeichnet, daß er bei mittleren und niederen Lichtintensitäten sehr üppig gedeiht, aber erst bei sichtlich sehr starker Sonnenbeleuchtung blüht, wobei, wie man ja weiß, eine Umgestaltung des Blattes eintritt und die Pflanze überhaupt ihren Habitus ändert.

Nach Beobachtungen, welche ich in Wien und in der Umgebung von Triest anstellte, blüht die Pflanze bei $L = 1 - \frac{1}{4.5}$. Bei geringer Helligkeit kommt es nicht zum Blühen; aber die Weiterentwicklung der Vegetationsorgane reicht bis $\frac{1}{48}$, also bis in tiefen Waldschatten. In der Kultur kann man dieses Minimum auf $\frac{1}{60}$ bringen. Bei dieser Lichtstärke findet zur Sommerzeit noch Kohlensäureassimilation statt. Es läßt sich der Epheu aber eine Zeitlang bei noch viel geringeren Lichtstärken erhalten, sogar im Dunkeln, wo aber das Wachstum der Blätter fast ganz eingestellt ist, hingegen eine von Etiolement begleitete Weiterentwicklung an den Sproßenden stattfindet.

7. Lichtgenuß einer Liane und eines von derselben bewohnten Stützbaumes.

Die gegenseitige Beziehung des Lichtgenusses von Lianen und dem zugehörigen Stützbaum ist ein in biologischer Hinsicht sehr interessanter Gegenstand, über den von anderer Seite bisher keinerlei

Beobachtung vorliegt. Ich selbst kann nur einen kleinen Beitrag zur Lösung der Frage über die gegenseitige Beeinflussung von Liane und Stützbaum rücksichtlich des Lichtgenusses geben. Während eines kurzen Aufenthaltes in der Umgebung der Niagarafälle fesselten mich Ahorne, welche von wilden *Vitis*-Arten umschlungen und zum Teil überwachsen waren. Insbesondere bemerkte ich mehrere baumartige Individuen *Acer dasycarpum*, welche in verschiedenem Grade von *Vitis cordifolia* umklammert waren. Beide Gewächse gehören der Flora von Buffalo an. Die beobachteten Ahorne hatten einen Kronendurchmesser von beiläufig 3 — 4 m. Die Laubkronen waren von der Liane zum geringen Teile durchwachsen, zum großen Teile von ihr bedeckt. Hier liegt ein Fall vor, in welchem die Liane dem Stützbaum eine ungemein große Menge von Licht entzieht, wodurch der Baum geradezu geschädigt wird.

Der Lichtgenuß von *Acer dasycarpum* sinkt bis auf einen Wert, der nach den wenigen von mir dort angestellten Beobachtungen zwischen $\frac{1}{35} - \frac{1}{40}$ gelegen war. Das Lichtgenußmaximum ist hingegen = 1. Dasselbe gilt auch bezüglich des Lichtgenußmaximums von *Vitis cordifolia*, dessen Minimum auch nicht genau ermittelt werden konnte. Doch ist es zweifellos bedeutend kleiner als das Lichtgenußminimum von *Acer dasycarpum* und dürfte zwischen $\frac{1}{70}$ und $\frac{1}{80}$ gelegen sein.

Unter dem Einflusse der Liane hatten die Stützbäume einen großen Teil ihres Laubes eingebüßt, und nur innerhalb dünngebliebener Strecken des Weinlaubes hatte sich das Ahornlaub verhälnismäßig reichlicher erhalten.

Da sich der Ahorn früher belaubt als der Wein, so ist anzunehmen, daß die Sprosse des letzteren, indem sie in die Krone einzudringen versuchten, schon in sehr geschwächtem Lichte ihr Geschäft verrichten mußten. Doch suchte die Liane Licht zu gewinnen, was sich in der Tatsache ausspricht, daß die Sprosse von *Vitis* mehr in der Nähe der Peripherie als im Innern der Krone des Ahorns sich entwickelten. Zum größten Teile breitet *Vitis*, wie schon bemerkt, über der Krone des Ahorns ihr Laub aus. Würde *Vitis* das Laub früher entfalten als *Acer*, so müßte letzterer in seiner Laubentwicklung zurückgeblieben sein oder hätte sich überhaupt nicht belauben können. Unter den tatsächlichen Verhältnissen kam es aber doch zu einer, später durch die Entwicklung der Liane stark reduzierten Belaubung.

Der Kampf des Stützbaumes mit der Liane um das Licht prägt sich in dem Zusammenleben der beiden genannten Holzgewächse klar aus. Da, wie wir gesehen haben, *Vitis cordifolia* ein niedrigeres Lichtgenußminimum besitzt als *Acer dasycarpum*, so ist erstere dem

Ahorn bei dem Kampf ums Licht überlegen. Indes scheint der Ahorn doch Mittel zu besitzen, um der Unterdrückung durch den Weinstock entgegen zu wirken. Ich sah, daß durch die dicke Laubdecke, mit welcher *Vitis* den Ahorn überzog, Triebe des letzteren empordrangen, welche ganz normal belaubt waren. Es waren dies offenbar Spättriebe.

Die eben angeführten, wie ich gerne gestehe, sehr mangelhaften Beobachtungen sind in bezug auf den Lichtgenuß der Lianen doch nicht ohne Wert. Nach unserem derzeitigen Wissen über die Beziehung der Lianen und der Stützbäume zum Lichte, möchte man erwarten, daß das Maximum des Lichtgenusses der ersteren stets größer sein müßte als das der letzteren. In dem von mir vorgeführten Falle trifft dies aber nicht zu. Wir haben vielmehr gesehen, daß in unserem speziellen Falle die Maxima des Lichtgenusses für Liane und Stützbaum gleich hoch gelegen sind, hingegen zeigt sich in bezug auf die Minima ein großer Unterschied: das Lichtgenußminimum der Liane ist bedeutend kleiner als das des Stützbaumes, und dies ist der Grund, weshalb die Liane befähigt ist, den Stützbaum durch Lichtentzug zu entlauben oder doch seine Laubmasse zu verringern. Die hier vorgeführte Liane ist also im Kampfe ums Dasein dem von ihr bewohnten Stützbaum überlegen[1]).

8. Lichtgenuß der Holzgewächse.

Bestimmung des Minimums. Zur Charakteristik des Lichtgenusses der krautigen und staudenartigen Gewächse dient die Ermittlung der Stärke des äußeren, d. i. des auf die Pflanze von außen auffallenden Lichtes, gleichgültig ob es Himmelslicht oder Schattenlicht ist. Auf diese Weise wurde sowohl das Maximum als das Minimum des Lichtgenusses dieser Pflanzen bestimmt. Diese Ermittlungsweise ist auch, wie wir gesehen haben, in der Regel ausreichend, da bei diesen Gewächsen die durch die eigene Belaubung gegebene Lichtreduktion gewöhnlich so gering ist, daß sie vernachlässigt werden kann.

Anders liegt die Sache bei den Holzgewächsen. Das Maximum des Lichtgenusses eines Baumes oder Strauches ist durch die Stärke des Außenlichtes gegeben. Dieses ist in der Regel wohl Himmelslicht, kann aber bei Sträuchern, überhaupt bei Unterholz, auch das Schattenlicht des Waldes sein. Aber zur Kenntnis des Lichtgenusses

[1]) Eingehender ist dieses Verhältnis abgehandelt in meiner Schrift über den Lichtgenuß der Pflanzen des Yellowstonegebietes (1905) S. 132—136.

der Holzgewächse ist es erforderlich, das Minimum zu bestimmen d. i. das schwächste Innenlicht des betreffenden Holzgewächses, welches für dieselben eben noch zuträglich ist. Gerade dieses Minimum von L ist rücksichtlich der Holzgewächse von besonderer Wichtigkeit, es ist nämlich für die Holzarten charakteristisch, da das Maximum, zumal bei Bäumen, in der Regel = 1 ist.

Wie findet man nun jenes Innenlicht der Laubgewächse, welches das Minimum charakterisiert? Man verfolgt einen Sproß des betreffenden Baumes oder Strauches von der Peripherie so weit nach innen, bis man an jene Stelle kommt, wo das Blatt (bez. die Blüte usw.) die kleinste Lichtstärke empfängt. An dieser Stelle hat man die Lichtintensitätsbestimmung vorzunehmen. Auch diese ist als Bruchteil des gesamten Tageslichtes darzustellen.

Auf diese Weise wurden von mir und andern die Minima des Lichtgenusses bestimmt. In einzelnen Fällen bin ich insofern tiefer in die Sache eingegangen, als ich die Lichtverhältnisse rücksichtlich bestimmter Entwicklungsperioden oder bestimmter Funktionen ermittelte.

Stationärwerden des Minimums. Anfangsminimum. Jahresperiode des Lichtgenusses. Die in diesem Werke angeführten Werte für Maximum und Minimum des Lichtgenusses der Holzgewächse betreffen in der Regel stationär gewordene Werte. Es muß aber auch auf jene Werte des Lichtgenusses Rücksicht genommen werden, welche sich im Laufe der Belaubung einstellen, die im Vergleiche zum Minimum viel höher gelegen sind.

Obwohl kein Holzgewächs existiert, welches alle Blätter erhält, welche es hervorbringt, vielmehr bei allen ein Teil des Laubes periodisch oder aperiodisch beseitigt wird, so habe ich hier nur die sommergrünen Gewächse im Auge, welche am Ende der Vegetationsperiode ihr ganzes Laub verlieren. Im entlaubten Zustande tritt das Licht in überaus reichem Maße in das kahle Geäste ein, ebenso im Beginne der Belaubung, aber von da an wird der Lichtentzug immer größer, bis endlich der stationäre Wert erreicht ist.

In einem der folgenden Abschnitte (»Wechsel des Lichtgenusses nach den Entwicklungsperioden«) werde ich das Gefälle des Lichtgenußminimums, von der beginnenden Laubentfaltung an bis zur Vollendung der Belaubung, zahlenmäßig begründen.

In diesem Abschnitt werden nur jene Werte des absoluten und relativen Lichtgenusses der Holzgewächse angeführt werden, welche sich nach Vollendung der Belaubung einstellen, also stationär gewordene Werte darstellen.

Vom Beginne der Belaubung an bis zur vollkommenen Belaubung unterliegt jedes sommergrüne Holzgewächs einer Periode, welche ich

zum Unterschiede von der später zu erörternden Tagesperiode als Jahresperiode bezeichne. Der Lichtgenuß fällt nämlich im Laufe der Vegetationsperiode vom Beginne der Knospenentfaltung bis zur vollen Belaubung. Das Minimum des relativen Lichtgenusses erhält sich hingegen während des ganzen Sommers konstant. Wie dies geschieht, wird in einem späteren Abschnitte, welcher der Beziehung der Beleuchtung zum Laubfall gewidmet sein wird, noch näher erörtert werden.

Absoluter Lichtgenuß der Holzgewächse. Es ist ganz selbstverständlich, daß wir es in der Beleuchtung selbst eines bestimmten, auf einem bestimmten Standorte sich befindenden Holzgewächses mit einer im allgemeinen variablen Größe zu tun haben. Mit Tagesbeginn steigert sich die Stärke des auf die Pflanze einwirkenden Lichtes, um vom Maximum auf Null zu sinken. So schwankt selbst an einem Tage die Lichtstärke, und es entsteht die Frage, wie hier der absolute Lichtgenuß am zweckmäßigsten zu charakterisieren sei. Es bieten sich uns zwei Wege, dieses Ziel zu erreichen, entweder wie bei krautigen Pflanzen die maximale Intensität des Tageslichtes für das Maximum heranzuziehen und das Minimum rechnungsmäßig aus dem Minimum des relativen Lichtgenusses abzuleiten, oder für die Beobachtungsperiode die Lichtsumme zu bestimmen. Ich habe mich der Einfachheit halber für den ersteren Weg entschieden, und nur in bestimmten prinzipiellen Fragen ging ich auch auf Lichtsummen ein.

Schwankungen des Lichtgenußminimums. Der Lichtgenuß der Holzgewächse ist einer Tagesperiode unterworfen, was bezüglich des Maximums keiner weiteren Erörterung bedarf. Was aber das Minimum anbelangt, so treten hier bei den Holzgewächsen Eigentümlichkeiten zutage, welche noch näher ins Auge zu fassen sind.

Bei sehr schwacher Belaubung ist das Minimum des relativen Lichtgenusses der Holzgewächse, wenn von Unterschieden der geographischen Breite oder der Seehöhe des Standorts abgesehen wird, konstant. Aber mit dichter Belaubung stellt sich zur Zeit höheren Sonnenstandes ein Zustand ein, welcher eine Veränderung des Minimums zur Folge hat. Entweder liegt das Minimum relativ niedrig oder relativ hoch. Der erstere Fall tritt dann ein, wenn das Laub euphotometrisch ist, die Hauptmasse der Blätter der Krone die horizontale Lage annimmt und den Eintritt sowohl starken diffusen als starken direkten Sonnenlichtes in das Innere der Krone abwehrt. Der letztere Fall stellt sich ein, wenn die Blätter des Baumes durch Variationsbewegungen den Sonnenstrahlen ausweichen und gerade zur Zeit hohen Sonnenstandes

den Eintritt des Sonnenlichtes in die Krone begünstigen, z. B. bei *Robinia Pseudoacacia* (s. Fig. 21).

Wie bekannt erheben sich an sonnigen Sommertagen schon in den Morgen- oder frühen Vormittagsstunden die Blättchen des Fiederblattes dieses Baumes und stehen lange vor Mittag in der Richtung der einfallenden Sonnenstrahlen, entziehen sich also der Wirkung des stärksten Sonnenlichtes. Die Blättchen beginnen sich im Sommer zu erheben, wenn die Lichtintensität etwa ein Drittel der maximalen Intensität des Gesamtlichtes erreicht hat, und erreichen die Parallelstellung etwa bei der doppelten Intensität. Im Herbste ist ein größerer Anteil des

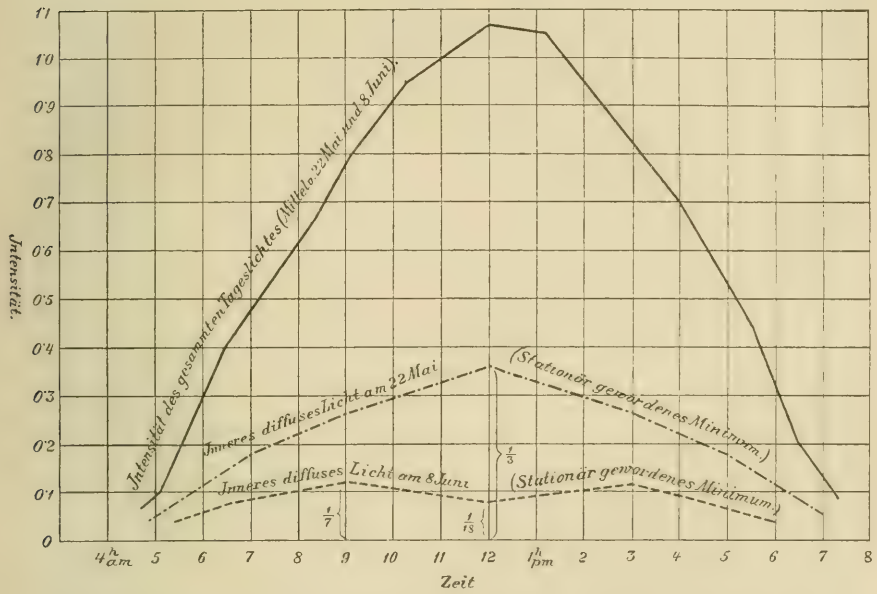

Fig. 20. Graphische Darstellung des Lichtgenusses von *Ailanthus glandulosa*. Die Kurve der Intensität des gesamten Tageslichtes ist auch gleichzeitig die Kurve des Maximums des Lichtgenusses.

Gesamtlichtes zum Eintritt der Blattbewegung erforderlich, und ist nahezu die Gesamtstärke des Lichtes erforderlich, um die Parallelstellung mit den Sonnenstrahlen herbeizuführen. Unentwickelte Blätter werden durch das Sonnenlicht gar nicht beeinflußt, und junge, nahezu ausgewachsene Blätter erfordern relativ höhere Lichtintensitäten, um sich parallel zum Lichteinfall zu stellen. Durchschnittlich wird bei einer chemischen Lichtintensität von 0.3 der Beginn der Bewegung und bei 0.6 die Parallelstellung der Blätter wahrgenommen. Wie *Robinia* verhalten sich zahlreiche andere Gewächse, zumal die tropischen und subtropischen Leguminosen.

Bei sehr dichter Belaubung nähert sich *Robinia Pseudoacacia* in bezug auf seine Innenbeleuchtung dem früher genannten Typus. Es ist dies bei gewissen Kulturvarietäten (z. B. der Kugelakazie) der Fall. Hier werden nur die peripheren Blätter parallel znm Sonnenlichte gestellt, während die inneren die fixe Lichtlage beibehalten und den Zutritt des Zenithlichtes und der direkten, von hochstehender Sonne kommenden Strahlen in größeren Tiefen der Laubkrone verhindern oder doch sehr erschweren[1]).

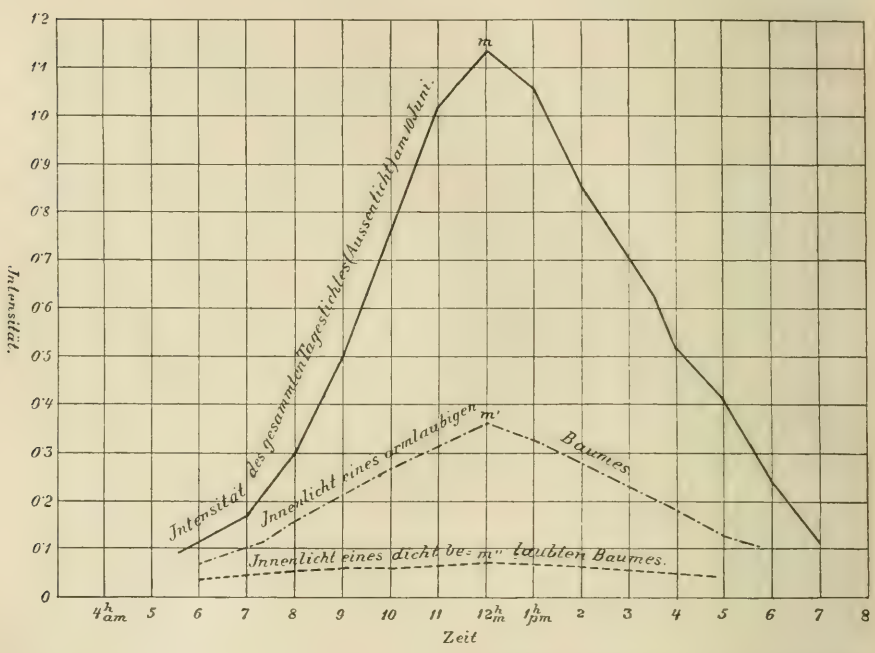

Fig. 21. Graphische Darstellung des Lichtgenußes von *Robinia Pseudoacacia*. Die Kurve der Intensität des gesamten Tageslichtes entspricht gleichzeitig dem Maximum des Lichtgenusses.

Bei Bäumen mit euphotometrischem Laube steigt das Minimum des absoluten Lichtgenusses vom Morgen an, um gegen Mittag zu fallen, später sich wieder zu erheben und endlich wieder bis Null zu sinken. Bei manchen Holzgewächsen ist der Verlauf der Tagesperioden ein derartiger, daß das Innenlicht des Baumes in den Vormittags- und Nachmittagsstunden ein Maximum aufweist.

Die angeführten Fälle sind durch zahlreiche Übergänge verbunden.

---

[1]) Eingehend sind die Verhältnisse des Lichtgenusses von *Robinia Pseudoacacia* abgehandelt in meiner Schrift über den Lichtgenuß der Vegetation von Wien, Kairo und Buitenzorg (1895) l. c. S. 662 ff.

Was oben über die Jahresperiode des Lichtgenusses gesagt wurde, bezieht sich nur auf die sommergrünen Holzgewächse. Hingegen läßt sich auch bei immergrünen Gewächsen eine Tagesperiode, wenn auch nur abgeschwächt, nachweisen. Es tritt dieselbe aber begreiflicherweise nur bei jenen immergrünen Holzgewächsen auf, welche ein photometrisches Laub besitzen, z. B. bei der Tanne (*Abies pectinata*) nicht aber bei der Föhre (*Pinus sp.*).

Zweigreduktion im Innern der Baumkrone infolge der Abnahme der Lichtintensität. Sehr zahlreiche monokotyle und nur sehr wenige dikotyle Bäume (z. B. die tropische Ochnacee *Cespedesia Bonplandii*) haben einen gänzlich unverzweigten Stamm. Die ganze Entwicklung solcher Bäume ist auf eine einzige Knospe gestellt, ein Wagnis, wenn ich so sagen darf, welches nur unter den günstigsten Vegetationsverhältnissen ohne Gefahr für den Bestand der Pflanze von der Natur unternommen werden kann. Die Einschränkung des Lichtgenusses erfolgt hier einzig durch die Beschattung der älteren Blätter seitens der jüngeren an ein und demselben Sproß.

Anders liegen die Verhältnisse bei der überwiegenden Mehrzahl der dicotylen Bäume, bei den baumartigen Gymnospermen, kurz bei allen jenen Holzgewächsen, welchen die Tendenz zu starker Verzweigung innewohnt. Hier muß dem von Natur aus geometrischen Verhältnis des Fortschreitens der Verzweigung eine Grenze gesetzt werden, damit das Laub auch in tiefen Regionen der Krone die zum Leben erforderliche Lichtmenge bekomme.

Um sich ein richtiges Bild von dem hohen Grade der in der Baumkrone im Laufe der Zeit sich einstellenden Zweigreduktion zu bilden, wird folgende Betrachtung von Wert sein.

Setzt man den Fall, daß an jedem Sproß alljährlich nur ein System von Axillarsprosse gebildet wird, so müssten in n Jahren $n - 1$ Zweigordnungen entstehen.

Setzt man weiter den Fall, daß die Zahl der sich alljährlich bildenden, aus je einem Laubsproß hervorgehenden Axillarsprossen konstant ist, nämlich den Wert p erreicht, so müsste, wie sich auf induktivem Wege leicht zeigen läßt, die nach n Jahren gebildete Zahl von Terminal- und Axillarsprossen den Wert

$$(p + 1)^{n-1}$$

erreichen[1]).

Eine hundertjährige Eiche müsste 99 Zweigordnungen aufweisen; tatsächlich beobachtete ich aber an den von mir untersuchten Eichen-

[1]) Vgl. dagegen N. J. C. Müller, Botan. Untersuchungen (1877).

arten nur 5 — 6. Eine fünfzigjährige Platane besäße 49 Zweigordnungen, tatsächlich konstatierte ich aber nur 7.

Ein zehnjähriger Birkenast, welcher an jedem Sprosse nur zwei Axillarsprosse alljährlich erzeugt, müsste 19.683 Laubsprosse besitzen. An einem dem Lichte exponierten zehnjährigen Aste der Birke zählte ich aber bloß 238, an einem unterdrückten, schattenständigen, ebenso alten Aste nur 182 Zweige, in beiden Fällen aber nicht 9, sondern bloß 5 Zweigordnungen.

Die im Tropengebiete wachsenden Bäume müßten, da der Sproßentwicklung wegen des Mangels einer Winterruhe eine weitere Grenze als bei uns gesetzt ist, im Vergleiche zu unseren Holzgewächsen eine noch größere Zahl von Zweigordnungen ausbilden. Tatsächlich wird aber in den Tropen im Vergleiche zur Blätterzahl gewöhnlich eine geringere Zahl von Axillarknospen in Laubsprosse umgewandelt, als an unseren Holzgewächsen, wodurch die Verzweigung eine Einschränkung erfährt.

Wie die tatsächlichen Verhältnisse bezüglich der ausgebildeten Zweigordnungen liegen, möge aus folgender Zusammenstellung entnommen werden, in welche ich nicht nur typische, sondern auch extreme Fälle (höchste beobachtete Zahl der Zweigordnungen) aufgenommen habe.

Ich habe zu der folgenden Zusammenstellung zu bemerken, daß ich zur Auszählung nur normale Äste auswählte, also Äste, welche weder durch natürliche Verletzung, noch durch den Baumschnitt ihres natürlichen Endes beraubt wurden, weil ich sonst zu hohe Werte bekommen hätte; ferner, daß ich zur Beobachtung stets herangewachsene Individuen wählte, obgleich sich, wie ich weiter unten zeigen werde, schon in jungen Lebensjahren der Holzgewächse das Maximum der Zweigordnungen einstellt.

Endlich sei noch erwähnt, daß ich nur, wie ich mich ausdrücken möchte, physiologische Zweigordnungen bestimmte, d. i. die im ausgebildeten Zustande sich faktisch ergebende Verzweigung, also auf die entwicklungsgeschichtliche Wertigkeit der Zweige nicht Rücksicht nahm. Wenn also ein Sproß als Sympodium sich entwickelte, so wurde, falls die Scheinachse den äußeren Charakter eines Monopodiums an sich trug, dieselbe als eine Ordnung gerechnet. Es wurde also beispielsweise ein junger noch ununterdrückt sich entwickelnder, aus der jeweiligen, terminal gestellten Axillarknospe (z. B. bei der Linde) sich hervorbildender Sproß als einfach angesehen, obgleich er so viel morphologische Zweigordnungen aufweist, als er Jahre zählt. Physiologisch ist aber ein solcher Sproß einem monopodial zur Entwicklung gekommenen

vollkommen gleichwertig. In der Zahl der Zweigordnungen ist weder der Hauptstamm, noch sind die Knospen inbegriffen.

Zweigordnungszahlen einiger bei uns wildwachsend vorkommender oder im Freien aushaltender Bäume.

	Maxima
Larix decidua	3—4
Salisburya adianthifolia	4
Tamarix gallica	4
Gledidtschia triacanthos	5
Pavia rubra	5
Ailanthus glandulosa	5
Populus alba	5
Picea excelsa	5
Pinus Laricio	5
Aesculus hippocastanum	6
Quercus pedunculata	6
Robinia Pseudoacacia	7
Ulmus campestris	7
Fraxinus excelsior	7
Betula verrucosa	7
Carpinus Betulus	8
Taxus baccata	8
Fagus silvatica	8

Eine höhere Ordnungszahl als 8 habe ich trotz vieler Aufmerksamkeit, welche ich dieser Frage zuwendete, bei unseren Bäumen nie beobachtet. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle beobachtete ich an ihnen 6 Zweigordnungen.

Zweigordnungszahlen einiger gewöhnlicher Sträucher.

	Maxima
Caragana arborescens	2—3
Cornus sanguinea	4
Sambucus nigra	6
Viburnum Lantana	6
Philadelphus coronarius	6
Ligustrum vulgare	7
Syringa vulgaris	7

Die von mir im arktischen Vegetationsgebiete angestellten Untersuchungen haben ergeben, daß im hohen Norden die Zweigordnungszahlen niedrig sind und an den arktischen Vegetationsgrenzen ihr Minimum erreichen. Dies gilt auch für Bäume, welche von mittleren Breiten bis in den hohen Norden vordringen. Während

beispielsweise *Sorbus aucuparia* bei uns 6—7 Zweigordnungen ausbildet, sinkt die Ordnungszahl in Tromsö auf 3—4, in Hammerfest auf 2. Die Zweigordnungszahl von *Betula pubescens* beträgt im Süden Norwegens 6, in Tromsö gewöhnlich 5, in Hammerfest gewöhnlich 3 (selten 4).

Meine Beobachtungen über Zweigordnungszahlen tropischer Bäume habe ich in Peradenya (Ceylon), Singapore, hauptsächlich aber in Buitenzog (Java) angestellt. Auf die unverzweigten tropischen Bäume habe ich schon oben hingewiesen. Bäume mit einer Zweigordnung kommen unter den Monocotylen, ja vereinzelt selbst unter dicotylen Bäumen vor. *Carica Papaya* ist entweder unverzweigt oder bildet eine Zweigordnung aus; ähnlich so *Atrapaca-*, *Brownea-*, *Garcinia-* und *Cocoloba*-Arten. Außerordentlich häufig werden drei Zweigordnungen ausgebildet (*Strombosa-*, *Cinchona-*, *Jagera-*, *Hopea*-Arten). Weniger häufig sind schon 4 oder 5 Zweigordnungen. Noch höhere Zweigordnungszahlen sind selten.

Im subtropischen Gebiete habe ich wegen kurzen Aufenthaltes nur verhältnismäßig wenig Beobachtungen angestellt. Auf meine Bitte hatte Herr Prof. Sickenberger in Cairo die Güte, namentlich während der kurzen Periode der Entlaubung, zu welcher Zeit die Bestimmungen sehr erleichtert sind, weitere Beobachtungen anzustellen. Es wurden im ganzen 71 Arten von Holzgewächsen untersucht, von denen nur 20 Spezies mehr als 4 und 10 Arten 6 und mehr Zweigordnungen ausbildeten. Die überwiegende Mehrzahl wies 3—4 Zweigordnungen auf. Unverzweigte Formen sind selten (*Phoenix dactylifera*). Auch eine (*Hyphene thebaica*, *Fatsia japonica*) oder zwei Zweigordnungen (*Cithorexylum quadrangulare*; *Grewia occidentalis*) kommen nur vereinzelt vor.

Die bisher ausgeführten Untersuchungen über die Zweigordnungszahlen führen zu dem Resultate, daß im großen ganzen die niedrigsten Zweigordnungszahlen an tropischen Bäumen zu beobachten sind; mit zunehmender Breite wachsen die Zweigordnungszahlen, um an der arktischen Vegetationsgrenze ein zweites Minimum zu erreichen, welches aber nicht wie in den Tropen bis auf den Wert Null sinkt. Ausnahmen der hier aufgestellten Regeln kommen wohl vor, doch fast nur an Gewächsen mit aphotometrischem Laub.

Daß ein Zusammenhang zwischen dem Lichtgenuß und der Zweigreduktion besteht, lehren alle jene Gewächse, welche in sehr verschiedenen Vegetationsgebieten vorkommen und mit dem durch den Standort bedingten gesteigerten Lichtgenuß eine verstärkte Zweigreduktion erfordern.

So sehr die Abhängigkeit der Zweigreduktion infolge verminderter

Lichtzufuhr ins Auge fällt und so gewiß dieselbe im Dienste zweckmäßiger Beleuchtung jedes Holzgewächses als Ganzes steht, so kann doch einer eingehenden Untersuchung nicht entgehen, daß dieses für das Leben der Bäume und Sträucher so wichtige Phänomen sehr komplizierter Natur ist. Die Zweigreduktion erfolgt entweder direkt, oder durch Korrelation, also indirekt durch das Licht, oder auch gänzlich unabhängig vom Lichte. Sie erfolgt nicht immer durch direkte Bewirkung, sondern auch durch erblich festgehaltene, von direkt wirkenden spezifischen Bedingungen unabhängige Organisationseigentümlichkeiten.

Daß die Minima der Zweigreduktion in der äquatorialen Zone in anderer Weise zustandekommen, als an den arktischen Vegetationsgrenzen, ist von vornherein schon wahrscheinlich. Die Verschiedenartigkeit des physiologischen Zustandekommens des morphologisch gleichen Phänomens wird weiter unten noch näher zu untersuchen sein; hier sei nur auf jene Tatsachen hingewiesen, welche sehr anschaulich zeigen, daß die Ursachen der bestimmten Zweigordnungszahlen sehr verschiedener Art sein müssen.

Soweit ich die Ursachen der Zweigreduktion überblicke, lassen sich dieselben der Hauptsache nach auf folgende Punkte zurückführen.

1. Die Entstehung der Laubknospen erfolgt unabhängig vom Lichte, und bis zu einer bestimmten Grenze entwickeln sich aus diesen Knospen auch bei Lichtausschluß Sprosse, freilich etiolierte Triebe. Zur normalen Entwicklung der Laubsprosse ist aber Licht erforderlich und wie die Beobachtung lehrt, ein Licht, welches bezüglich bestimmter Gewächse ein bestimmtes Minimum nicht unterschreiten darf. Aber außer dieser direkten Einflußnahme auf die normale Entwicklung der Laubsprosse kommt noch eine indirekte in Betracht. Ich habe zuerst an *Salix incana* und dann an zahlreichen anderen Holzgewächsen die Beobachtung gemacht, daß, wenngleich bei allseitiger Beleuchtung die Knospen an allen Seiten des Muttersprosses entstehen können, bei Beleuchtung von oben nur die gut beleuchteten Knospen der Oberseite zur Ausbildung kommen, während die der Unterseite selbst bei einer Helligkeit verkümmern, welche bei gleichmäßiger Beleuchtung zur — allerdings eingeschränkten — Entwicklung ausreicht. So kann also verminderte Lichtwirkung auch indirekt, durch Korrelation, zur Ausschaltung von Knospen, also zur Zweigreduktion führen. Diese letzte Erscheinung ist weit verbreitet. Es hat den Anschein, als würde sie nur an Holzgewächsen mit epitropher Verzweigung[1]) vorkommen, d. i. an solchen, welche nur an

[1]) Wiesner, Anisomorphie (1892).

den Oberseiten der Äste Seitensprosse bilden. Aber auch an Holzgewächsen mit hypotropher Verzweigung[1]) kann genau dieselbe Korrelation eintreten. Hier sind die Sprosse der morphologischen Unterseite gefördert, die der morphologischen Oberseite aber reduziert oder gänzlich verkümmert. Nur in jenen Fällen von Epitrophie und Hypotrophie, welche durch das Licht bedingt werden (Phototrophie) erfolgt die hier erörterte Zweigreduktion. Es sind aber die am meisten beleuchteten Seiten der Äste, welche ihre Seitensprosse zur ausschließlichen oder geförderten Entwicklung bringen. Als Beispiel einer durch das Licht hervorgerufenen hypotrophen Verzweigung nenne ich *Populus pyramidalis*, deren aufstrebende Äste an der morphologischen Unterseite am stärksten beleuchtet sind; an der morphologischen Oberseite, welche vom Lichte abgewendet ist, tritt die Zweigreduktion ein.

2. Von großer Bedeutung für die Einschränkung der Verzweigung ist der Mangel an dem zur normalen Weiterentwicklung der Laubsprosse erforderlichen Lichte.

Im Punkte 1 ist schon nachgewiesen worden, daß ungenügende Beleuchtung zur Unterdrückung der Laubsproßbildung führt, indem die ungenügend beleuchteten Knospen und die aus ihnen hervorgehenden verkümmerten Sprosse sich nicht zu normalen Laubsprossen entwickeln. Darum handelt es sich aber in diesem Punkte nicht, sondern um die Hemmung der Weiterentwicklung eines bereits normal ausgebildeten Sprosses infolge ungenügender Beleuchtung.

Jedes Holzgewächs, überhaupt jede Pflanze, ist auf eine innerhalb bestimmter Grenzen konstante Lichtstärke angewiesen und wird bei einem Optimum der Beleuchtung am besten gedeihen, wobei aber daran erinnert werden muß, daß dieses Optimum je nach den anderen Vegetationsbedingungen eine Verschiebung erfahren kann, auf welchen Gegenstand ich in einem später folgenden Abschnitt zurückkomme.

Wird aber unter gleichbleibenden Vegetationsbedingungen dieses Optimum über- oder unterschritten, so treten häufig Habitusänderungen ein; speziell bei Holzgewächsen führt sowohl starkes Überschreiten, als starkes Unterschreiten des Optimums zu Reduktion, Verkümmerung, schließlich zum Absterben der Laubsprosse.

Die Reduktion und Verdornung der Zweige vieler Holzgewächse infolge zu großer Lichtintensität ist eine ganz allgemein bekannte Erscheinung. Hier handelt es sich aber um eine andere Sache, namentlich darum, zu zeigen, daß sich infolge zu geringer Lichtstärke ein frühzeitiger Schluß der Terminalknospen einstellt.

---

[1]) Wiesner, Anisomorphie (1892).

Die Mehrzahl unserer Holzgewächse beendigt frühzeitig durch Knospenschluß das Wachstum der Zweige, mancher Baum oder Strauch kurz nach der Belaubung (Buche), andere schließen später das Zweigwachstum ab, z. B. die Ulmen im Juni, während andere bis in den Herbst hinein, überhaupt so lange die äußeren Vegetationsbedingungen Wachstum ermöglichen, neues Laub hervorbringen (*Sambucus*; ferner *Ampelopsis* und zahlreiche andere, aus wärmeren Ländern stammende, bei uns in Gärten kultivierte Holzgewächse).

Unter denjenigen Holzgewächsen, welche die Knospen inmitten der Vegetationsperiode schließen, kann man die Beobachtung machen, daß dies bei den Schattensprossen früher geschieht als bei den Lichtsprossen, und daß überhaupt eine Beziehung zwischen Lichtstärke und dem Schlusse der Endknospen besteht.

Die nachfolgend mitgeteilten Daten beziehen sich auf gleich ausgebildete, aber ungleich beleuchtete Sprosse desselben Baum- oder Strauchindividuums.

Untere Grenze für die Weiterentwicklung der Terminalknospen.

			L	Intensitätsmaximum
Fraxinus excelsior . . .	Anfang	Mai	$\frac{1}{3}$	0.412
Acer campestre	„	„	$\frac{1}{4}$	0.314
Tilia grandifolia	„	„	$\frac{1}{4}$	0.314
Ulmus campestris	„	„	$\frac{1}{4}$	0.314
Crataegus oxyacantha . .	„	„	$\frac{1}{5}$	0.245
Cornus sanguinea	„	„	$\frac{1}{8}$	0.153
Crataegus oxyacantha . .	Anfang	Juni	$\frac{1}{8}$	0.163
Evonymus verrucosus . .	„	„	$\frac{1}{9}$	0.152
Cornus sanguinea	„	„	$\frac{1}{12}$	0.114

Sinkende Lichtintensität schränkt also die Laubentfaltung ein, aber nicht im gleichen Maße, wie die auf *Crataegus* und *Cornus* bezugnehmenden, zu verschiedenen Zeiten angestellten Beobachtungen lehren.

Die eben besprochene Einschränkung der Laubblattbildung der Sprosse durch vermindertes Licht findet, wie wir gesehen haben, noch bei relativ hohen Lichtstärken statt. Bei diesen Lichtstärken gedeiht das Holzgewächs, da es, wie man sich leicht überzeugen kann, bei diesen Lichtintensitäten noch assimiliert.

3. Eine Verringerung der Zahl seitlicher Sprosse kann auch durch sympodiale Verzweigung, also unabhängig von der Beleuchtung, überhaupt unabhängig von äußeren Einflüssen zustande kommen, nämlich durch ein erblich festgehaltenes Verhältnis. Partielle

Sympodienbildung bei Holzgewächsen ist eine lange bekannte Erscheinung. Durch neuere Untersuchungen ist deren Häufigkeit nachgewiesen worden, und ich habe dieselbe auch bei tropischen Holzgewächsen oft beobachtet. Die Ursachen dieser häufigen Erscheinung hat man aber ebensowenig beachtet wie die biologische Bedeutung derselben. In betreff der ersteren habe ich bei einer früheren Gelegenheit mich ausgesprochen [1]), hinsichtlich der letzteren nehme ich an, daß dieselbe vorzugsweise darin besteht, zur Einschränkung der seitlichen Sproßbildungen beizutragen. Wenn ein Sproß einer Linde sich durch Wachstum verlängert, so setzt im zweiten Jahre eine Axillarknospe denselben fort, und so Jahr um Jahr, so daß beispielsweise ein zehnjähriger Sproß einem Monopodium gleicht und einem solchen physiologisch gleichwertig ist, obgleich an seinem Aufbau die Anlagen von neun Seitensprossen Anteil genommen haben. Würde der Sproß sich faktisch monopodial entwickelt haben, so hätte er, wenn alle in den aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden zuletzt zur Entwicklung gekommenen Axillarknospen Sprosse geliefert hätten, neun Seitenzweige mehr, als faktisch vorhanden sind, geliefert. Diese neun Seitenzweige wurden durch die Sympodialbildung eliminiert. Ein gleiches gilt für jeden Seitenzweig einer Linde und für alle (partiell) sympodial sich entwickelnden Laubsprosse. Man darf deshalb sagen, daß die sympodiale Sproßbildung zu der an verzweigten Holzgewächsen regelmäßig auftretenden Einschränkung der seitlichen Verzweigung beiträgt.

4. Die organische Ablösung verholzter Äste, dem Forstmanne als »Absprünge« bekannt, trägt begreiflicherweise gleichfalls zur Verminderung der schon ausgebildeten Zweige der Holzgewächse bei. Absprünge wurden bisher bei Kiefern, Eichen, Ulmen, Wallnuß, Bergahorn, Weiden und Traubenkirschen beobachtet [2]). Die oben genannte, im Mai erfolgende Ablösung der mit Kätzchen versehenen Sprosse von *Salix incana* gehört gleichfalls in die Kategorie der Absprünge.

5. Eine große Zahl von Holzgewächsen, besonders solche mit dekussierter Blattordnung, schließt den Sproß mit einer Blüte oder mit einem Blütenstand ab, z. B. die meisten Ahorne. Damit ist der Weiterentwicklung des betreffenden Sprosses eine Grenze gesetzt [3]).

---

[1]) Bot. Zeitung 1889. Wiesner, Biologie (1902) S. 67.

[2]) Hempel und Wilhelm, Bäume und Sträucher (1889) S. 10. Siehe auch die vorzüglichen Arbeiten v. Höhnels über »Absprünge« (1879).

[3]) Ausführlich ist die Frage über die Zweigreduktion in meinen Abhandlungen über den Lichtgenuß von Wien usw. (1895) und über den Lichtgenuß im arktischen Gebiet (1900) abgehandelt.

In der nachfolgenden Zusammenstellung ist der relative Lichtgenuß mehrerer unserer gewöhnlichsten wildwachsenden und kultivierten Holzgewächse angeführt. Die angegebenen Werte beziehen sich auf herangewachsene vollständig belaubte Bäume und Sträucher, welche also bezüglich des Lichtgenusses bereits einen stationären Wert erreicht haben. Auf die kleinen Schwankungen des Minimums wurde keine Rücksicht genommen. Die angegebenen Minima sind Mittelwerte.

Lichtgenuß einiger mitteleuropäischer Bäume und Sträucher[1].

(Nach in Wien und Umgebung angestellten Beobachtungen.)

	L (min)	Intensitätsmaximum	
Buxus sempervirens	$\frac{1}{10\,8}$?[2]	0.012	Freistehender Gartenstrauch.
Fagus silvatica	$\frac{1}{85}$?[2]	0.015	Freistehender Baum, Gartenform.
Aesculus hippocastanum . .	$\frac{1}{83}$?[2]	0.015	Freistehender Baum, Gartenform.
Fagus silvatica	$\frac{1}{60}$[3]	0.021	Geschlossener Bestand.
Aesculus hippocastanum . .	$\frac{1}{57}$	0.023	,, ,,
Carpinus Betulus	$\frac{1}{56}$	0.023	,, ,,
Acer platanoides	$\frac{1}{55}$	0.023	,, ,,
Acer campestre	$\frac{1}{43}$	0.030	Freistehender Baum.
A. Negundo	$\frac{1}{28}$	0.046	Geschlossene Baumgruppe.
Quercus pedunculata . . .	$\frac{1}{26}$	0.050	,, ,,
Ailanthus glandulosa . . .	$\frac{1}{22}$	0.063	Freistehender Baum.
Thuja occidentalis	$\frac{1}{20}$	0.070	,, ,,
Populus alba	$\frac{1}{15}$	0.086	,, ,,
P. nigra	$\frac{1}{11}$	0.118	,, ,,
Pinus Laricio	$\frac{1}{11}$	0.118	Kleiner, nicht dichter Bestand.
Betula verrucosa	$\frac{1}{9}$	0.144	Üppig entwickelter Gartenbaum.
Liriodendron tulipifera . .	$\frac{1}{7.5}$	0.186	Einzeln stehender Gartenbaum.

[1]) Da die Maxima bei allen hier angeführten Holzgewächsen den Wert 1 erreichten, so wurden nur die Minima angegeben. Z. B. bezüglich *Acer platanoides* ist $L = 1-\frac{1}{55}$; der Kürze halber wurde nur die Zahl $\frac{1}{55}$ in die Tabelle aufgenommen.

[2]) Unter $\frac{1}{80}$ werden die Lichtgenußbestimmungen unsicher. S. oben S. 88.

[3]) Kißling fand in Schwarzenbach a. d. G. (Niederösterreich, Seehöhe = 409 m) $L_{min} = \frac{1}{75}$.

Salisburya adiantifolia . .	$\frac{1}{7}$	0.190	Freistehender Baum.
Populus monilifera	$\frac{1}{6}$	0.216	Baumgruppe.
Fraxinus excelsior	$\frac{1}{5.8}$	0.224	Baumgruppe ähnlich wie bei *Pinus Laricio*.
Larix decidua[1])	$\frac{1}{5}$	0.250	Freistehender Baum.

Des Vergleiches halber führe ich noch folgende Daten an, die sich aber auf noch nicht oder nur unvollständig belaubte Sträucher beziehen.

Corylus Avellana	$\frac{1}{3}$	0.433	Unbelaubter Strauch zur Blütezeit.
Prunus spinosa	$\frac{1}{1.3}$	0.772	Reichblühend, noch gänzlich unbelaubt.
„ „	$\frac{1}{3}$	0.433	Armblühend, während des Blühens sich belaubend.

Es wird auffallen, daß die beiden angeführten Minima von *Fagus silvatica* nicht übereinstimmen. Das eine bezieht sich auf einen im Garten kultivierten freistehenden, das zweite auf einen im geschlossenen Bestande auftretenden Waldbaum. Unter besonders günstigen Vegetationsverhältnissen ist der minimale Lichtbedarf etwas geringer geworden, eine durchaus nicht vereinzelt dastehende Tatsache. Namentlich in der Kultur, außer aller Konkurrenz, unter Herstellung besonders günstiger Bedingungen, wird eine solche die Pflanze offenbar begünstigende Verminderung des Minimums des Lichtgenusses gewiß oft zu beobachten sein. (S. auch die beiden Minima von *Aesculus hippocastanum*.) In obiger Tabelle steht noch ein anderer analoger Fall, der sich auf *Larix decidua* bezieht. Der in Wien beobachtete sorgfältigst gepflegte Gartenbaum wies ein Lichtgenußminimum $= \frac{1}{5}$ auf; der in Kirchdorf beobachtete Waldbaum zeigte ganz gegen alle Erwartung ein kleineres Minimum ($= \frac{1}{6.5}$), obwohl er auf bedeutend größerer Seehöhe stand, was gewöhnlich eine Erhöhung des Lichtgenusses zur Folge hat. Daß tatsächlich ein kleineres Minimum beobachtet wurde, dürfte denselben Grund haben, der bezüglich der beiden Buchen angegeben wurde, nämlich auf besonders zusagenden Vegetationsbedingungen beruhen. Entsprechend der großen Variation der Fichte (*Picea excelsa*) ist der Lichtgenuß auch verschieden. Ich beobachtete in Wien $L_{min} = \frac{1}{28} - \frac{1}{36}$. Kißling fand in Schwarzenbach a. d. G. (Niederösterreich) in Seehöhe $= 408$ m $L_{min} = \frac{1}{40}$.

[1]) Mitte August beobachtete ich in der Umgebung von Kirchdorf (Oberösterreich) in einer Seehöhe von ca. 800 m $L = 1 - \frac{1}{6.5}$ (Intensitätsmaximum $= 0.255$).

Die obengenannte freistehende Buche war noch nahezu bis auf den Grund beästet, was offenbar auf die Stärke des dem Baume zugute gekommenen Vorderlichtes zu stellen ist. Die untersten Äste luden sehr stark aus und trugen nur am fortwachsenden Ende Laub; der größte Teil der untersten Äste war bereits völlig laublos geworden, offenbar, weil das durch die stark entwickelte Krone abgeschwächte Licht nicht mehr für die Erhaltung des Laubes ausreichte.

Unter allen oben angeführten Bäumen hatte *Thuja* das veränderlichste Mittagsminimum; dasselbe ist in den extremsten Fällen gar nicht nachweisbar. Der Grund für die große Variation des Minimums liegt in der verschiedenen Orientierung der Äste. Diese suchen entweder das Vorderlicht, oder (selten) das Oberlicht auf; sie sind aber häufig in fast radial und aufrecht stehenden Flächen angeordnet und dann hauptsächlich auf ein schief von oben einfallendes Licht angewiesen. Stets aber stehen die Äste senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des ihm zukommenden Lichtareals; sie verhalten sich in bezug auf ihre Orientierung zum diffusen Lichte so wie euphotometrische Blätter.

Lichtgenuß einiger hochnordischer Holzgewächse.

Betula nana sah ich in der Adventbai nur im vollen Tageslichte, am Boden ausgebreitet, Zweigordnungszahl = 0 oder 1, L = 1; hier fallen also Maximum und Minimum zusammen. Etwas südlicher (Trollfjord) fand ich L = $1 - \frac{1}{1.3}$, in Tromsö $1 - \frac{1}{2.2}$, in Christiania $1 - \frac{1}{3.4}$.

Betula verrucosa wird an der nordischen Verbreitungsgrenze (in Skandinavien am 66° NB.) schon armlaubig. Das Lichtgenußminimum (nach den Wiener Beobachtungen $\frac{1}{9}$) steigt im Norden bis $\frac{1}{6}$, ja sogar bis $\frac{1}{4}$. Die Zweigordnungszahl dieser Bäume steigt bei uns bis auf 7, in Norwegen habe ich niemals einen so hohen Wert beobachtet. An der nördlichen Verbreitungsgrenze sinkt diese Zahl bis auf 3. Hier ist der Baum schon sehr armlaubig und unterscheidet sich auffällig von

Betula pubescens, welche daselbst (66° N. B.) noch ziemlich dicht belaubt ist und erst viel nördlicher (Hammerfest 70° 39′ N. B.) ihre arktische Verbreitungsgrenze findet, wo sie schon schütterer belaubt ist. Das Minimum des Lichtgenusses steigt in Hammerfest bis auf $\frac{1}{5}$ oder sogar bis auf $\frac{1}{4}$. In Tromsö und weiter südlich bis Bergen sinkt das Minimum des Lichtgenusses sukzesive bis $\frac{1}{10}$, ja selbst bis $\frac{1}{12}$. Die Zweigordnungszahl steigt von Hammerfest von gewöhnlich 3 (selten 4) bis Bergen auf 6.

Sorbus aucuparia. Hammerfest: $1-\frac{1}{14}$; Zweigordnungszahl 1, selten 2. Tromsö: $1-\frac{1}{5}$ (auch $\frac{1}{3}$ und auf gutem Gartenboden $\frac{1}{8}$); Gothenburg: $1-\frac{1}{15}$; Zweigordnungszahl 3, selten 4, auf gutem Gartengrunde sogar 4 bis 5; Wien: $1-\frac{1}{28}$; daselbst Zweigordnungszahl = 6—7.

Acer platanoides. Wie wir gesehen haben, beträgt der Lichtgenuß dieses Baumes in der Umgebung von Wien $1-\frac{1}{35}$. Im Norden ist das Minimum viel höher gelegen; schon in Hamar betrug das Minimum $\frac{1}{37}$. Weiter nördlich steigen die Werte noch höher, worauf ich in einem späteren Abschnitt (Abhängigkeit des Lichtgenusses von der geographischen Breite usw.) eingehender zu sprechen kommen werde.

A. Pseudoplatanus, deren Lichtgenuß ich auf den Bergen der Steiermark gelegentlich untersuchte und = $1-\frac{1}{42}$ fand, ist daselbst dicht belaubt. In Drontheim ist der Baum nur schütter belaubt. Die Lichtgenußbestimmung ergab $1-\frac{1}{8}$.

Populus pyramidalis habe ich auf Lichtgenuß nicht geprüft, wohl aber lassen die von mir ermittelten Zweigordnungszahlen annehmen, daß das Minimum des Lichtgenusses sich mit der geographischen Breite ändere. Bei uns beträgt die Zweigordnungszahl 6 (nach N. J. C. Müller[1]) soll der Wert hin und wieder bis auf 7 steigen), in Kairo 3—4, in Gothenburg 4—5, in Stockholm 3—4, selten 5. Ein neuerliches Beispiel dafür, daß sich die Verzweigung eines Baumes sowohl beim Vorrücken nach N. als nach S. vereinfachen kann.

Selten treten dem Beobachter im hohen Norden an Laubbäumen höhere Zweigordnungszahlen entgegen. So beobachtete ich an *Alnus incana*, welche eine Höhe von 5—6 m erreichten, die Zweigordnungszahl 7[2]).

Lichtgenuß einiger nordamerikanischer Holzgewächse.

Picea pungens. In der Nähe des Cañon im Yellowstonegebiete 8000 a. F. $1-\frac{1}{63}$. Salt Lake Dity 4000 a. F. $1-\frac{1}{70}$. In den Wiener Gärten wurde ein noch kleineres Minimum an großen, gut entwickelten Bäumen konstatiert.

Juniperus virginiana L. Mammoth Hot Springs. Oberlichtbaum. Zweigordnungszahl bis 6, gewöhnlich 4—5. L = $1-\frac{1}{10}$.

Juniperus nana. Im Yellowstonegebiet bei 6000—8000 a. F. beobachtet. L = $1-\frac{1}{9.6}$.

[1]) l. c.

[2]) Eingehender ist der Lichtgenuß der nordischen Bäume in meiner Abhandlung über den Lichtgenuß der Pflanzen im arktischen Gebiete (1900) S. 417—431 abgehandelt.

Acer glabrum. Mammoth Hot Springs. $L = 1 - \frac{1}{30}$.

A. dasycarpum. Niagarafälle. $L = 1 - \frac{1}{40}$. In einer Seehöhe von 4000 a. F. (Pocotello, U. St. A.) $L = 1 - \frac{1}{25}$.

Populus tremuloides. Mammoth Hot Springs $1 - \frac{1}{6}$; in Billings (U. St. A.) $1 - \frac{1}{12}$.

Betula occidentalis. Mammoth Hot Springs. $L = 1 - \frac{1}{14}$. Auf feuchtem Grunde üppiger; $L = 1 - \frac{1}{20}$ [1]).

Lichtgenuß einiger tropischer Bäume.

Sehr bemerkenswert sind die Verhältnisse des Lichtgenusses bei Palmen und anderen Monocotyten von palmenartigem Habitus mit unverzweigtem Stamm. Da die Blätter dieser Bäume der Terminalknospe entspringen, so hat es den Anschein, als müssten gerade sie bei ihrer Ausbreitung im entwickelten Zustande die größte Lichtmenge empfangen. Doch sind die Blätter gerade dieser Gewächse, so viel ich beobachten konnte, nie euphotometrisch, sondern gewöhnlich panphotometrisch oder gar oligophotometrisch, so daß sie sich im Lichtgenusse einschränken, was mit Rücksicht auf die in den Tropen herrschende maximale Lichtstärke als eine zweckmäßige Anpassung erscheint. Bei manchen dieser Gewächse (*Xanthorrhoea*, *Yucca*) gehen die anfangs aufgerichteten Blätter später infolge einer lokalen am Blattgrunde sich einstellenden starken Epinastie in die vertikal nach abwärts gerichtete Lage über, so daß sie im späteren Entwicklungstadium auf Vorderlicht angewiesen sind.

Falls solche Bäume frei exponiert sind, kommt ihnen als Ganzes ein Lichtgenuß = 1 zu, welcher aber, wie wir gesehen haben, durch die Lage des Blattes in verschiedenem Maße vermindert wird.

Die Minima des Lichtgenusses sind bei unverzweigten monocotylen Bäumen wegen der Höhe der Krone meist nicht bestimmbar. Statt des Minimums habe ich bei solchen Bäumen mit hochgelegenen Kronen das Schattenlicht bestimmt, welches aber eine bedeutend höhere Lichtstärke besitzt als deren Lichtminimum entspricht.

Cocos nucifera. Anpflanzung in Tjikömöh. Schafthöhe 7 m, Kronendurchmesser 8 m. Die Bäume standen in aufeinander senkrechten Reihen in diagonalen Entfernungen von 7.5, beziehungsweise 12 m. Reicher Graswuchs am Boden. Schattenlicht $\frac{1}{4.5}$.

Elaeis guineensis. Anpflanzung in Tjikömöh. Höhe der Stämme 6 m, Kronendurchmesser 9 m. Die Bäume stehen in aufeinander

[1]) Näheres über den Lichtgenuß nordamerikanischer Holzgewächse s. meine Abhandlung über den Lichtgenuß der Vegetation des Yellowstonegebietes (1905).

senkrechten Reihen, in diagonalen Entfernungen von 7, beziehungsweise 14 m. Am Boden spärlicher Graswuchs und Moos. Schattenlicht $\frac{1}{13.5}$.

Pandanus furcatus. 10—12 m hoch, reichlich belaubt. Schattenlicht $\frac{1}{2.7}$.

Pandanus Lais. 6 m hoch, reich verzweigt, mit fast geschlossener Krone. Schattenlicht $\frac{1}{2.66}$.

Cordyline Rumphii. $L = 1 - \frac{1}{15}$. Intensitätsmaximum = 0.095.

Araucaria excelsa. 10 m. $L = 1 - \frac{1}{9.13}$.

Urostigma (*Ficus*) *benjaminum.* Waringinbaum. Höhe des beobachteten Baumes 22 m. Kronendurchmesser 41 und 38 m nach Messungen des Herrn Oberförsters Dr. Koorders in Buitenzorg $L = 1 - \frac{1}{11.5}$.

Urostigma (*Ficus*) *elasticum.* Es wurden mehrere Bäume in Buitenzorg untersucht, und es ergab sich, daß die Werte L_{min} nur unerheblich voneinander abwichen, nämlich $\frac{1}{10.2} - \frac{1}{12.8}$ betrugen. Höchst merkwürdig fand ich es, daß selbst Bäume von riesigen Dimensionen bezüglich der Intensität des mittleren Innenlichtes innerhalb der genannten Grenzen sich bewegten. Ein Baum, welcher nach den Messungen des Herrn Dr. Koorders in Buitenzorg einen Stammdurchmesser von 5.7 m, eine Höhe von 41 m besaß und dessen elliptischer Kronenquerschnitt einen Durchmesser von 47, beziehungsweise 55 m aufwies, ergab auf Grund zahlreicher, im Dezember 1893 und Januar 1894 vorgenommener Lichtmessungen für L_{min} den Wert $\frac{1}{11}$. Intensitätsmaximum = 0.129.

Xanthophyllum vitellinum. Es wurden zahlreiche photometrische Bestimmungen an einem Baume vorgenommen, welcher nach den Messungen des Herrn Dr. Koorders eine Höhe von 26.5 und bei elliptischer Querschnittsform der Krone einen Durchmesser von 18, beziehungsweise 21 m besaß. $L = 1 - \frac{1}{3}\frac{1}{3}$. Intensitätsmaximum = 0.045.

Cynometra ramiflora. Die untersuchten Bäume hatten eine Höhe von 8—9 m. Das Schattenlicht[1]) dieses Baumes betrug etwa $\frac{1}{100}$ des Tageslichtes. $L = 1 - \frac{1}{80}$. Intensitätsmaximum = 0.018.

Die Axillarknospen dieses Baumes befinden sich bis auf die obersten in so tiefem Schatten, daß sie alsbald verkümmern. Nur die Terminalknospe, seltener auch noch eine oder die andere der obersten Axillarknospen, entwickelt in der ersten Hälfte des Dezember (durch »Ausschütten«) einen hängenden Sproß mit sehr spät bei zirka $L = \frac{1}{3}$ ergrünenden Blättern. Diese Lichtintensität fällt mit

[1]) Daß das Schattenlicht eines Baumes oder Waldes unterhalb des Minimums des Lichtgenusses liegen kann, wird im Anhange dieses Abschnittes nachgewiesen werden.

dem Ergrünen der Blätter so rasch, daß in der Regel alle Knospen bis auf die obersten verkümmern.

Amherstia nobilis, eine herrliche Caesalpinee aus Birmah, welche in Buitenzorg in zahlreichen Exemplaren gezogen wird. Ich habe diesen Baum deshalb genauen Lichtmessungen unterzogen, um zu erfahren, unter welchen Lichtverhältnissen die jungen, spät ergrünenden und die herangewachsenen ergrünten Blätter dieses Gewächses sich befinden.

Amherstia nobilis ist ein ausgezeichnetes Beispiel eines Baumes mit »ausschüttendem Laube«. Im Dezember und Januar entwickeln sich aus den obersten Axillarknospen große herabhängende Blattbüschel, welche zum Teile in der Peripherie der Krone, zum Teile im Inneren der Laubkrone sich befinden. Die Blätter dieser Büsche sind beträchtlich geringeren Lichtintensitäten ausgesetzt als die bereits assimilierenden Laubblätter, was für sie höchst nützlich ist, da sich in dem schwachen Lichte das Chlorophyll ungehindert entwickeln kann[1]). Diese jungen, vertikal herabhängenden Blätter sind auf das relativ geschwächte Vorderlicht angewiesen, was für sie ebenso als Schutzmittel bei Entstehung des Chlorophylls anzusehen ist, als der Umstand, daß jedes Blättchen des Fliederblattes zusammengelegt ist wie ein Papierbogen, wodurch das zum Palissadengewebe in die Blätter eindringende Licht eine weitere Schwächung erfährt. Jedes zusammengelegte Blatt öffnet sich in der Richtung von der Spitze zur Basis. Das anfänglich fast farblose, unterseits rötlich angehauchte Blatt nimmt nach acht Tagen oberseits eine blaß grünbräunliche Farbe an, hängt aber noch vertikal hinab, und ist noch wenig turgescent; zwei Tage später nimmt es eine lichtgrüne Farbe an, gewinnt an Turgescenz und beginnt in diesem Zustande sich zu erheben. Das Blatt wächst, sich weiter erhebend, weiter und ist erst etwa ein Monat nach dem »Ausschütten« völlig ausgewachsen. Der zu den Lichtmessungen ausgewählte Baum hatte eine Höhe von 15 m und einen elliptischen Kronendurchmesser von 13, beziehungsweise 14 m und einen Stammdurchmesser von 64 cm.

Die Lichtmessungen wurden zwischen dem 10. Dezember 1893 und dem 31. Januar 1894 vorgenommen, während welcher Zeit der Baum »ausschüttete«, reichlich mit altem Laube versehen war und blühte.

Das Vorderlicht, welches auf ausgeschüttetes Laub fiel, hatte in den der Peripherie der Krone am meisten genäherten Büscheln eine durchschnittliche Intensität von $\frac{1}{5.5}$ (Intensitätsmaximum = 0.246). Im Inneren der Krone sank die Stärke des Vorderlichtes bis auf $\frac{1}{13}$

[1]) Wiesner, Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls tropischer Pflanzen (1894).

(Intensitätsmaximum = 0.110). Das auf die Blattbüschel von rückwärts einfallende Vorderlicht sank bis auf $\frac{1}{28}$ (Intensitätsmaximum = 0.051). Die jüngeren, im Inneren der Büschel befindlichen Blätter waren einer so geringen Lichtstärke ausgesetzt, daß sich dieselbe nach meiner Methode nicht mehr bestimmen sondern nur beiläufig schätzen ließ.

Die vom Büschel sich abhebenden Blätter sind gleich dem ausgewachsenen Laube hauptsächlich auf das Oberlicht angewiesen, unter dessen Einfluß das Blatt vollkommen ergrünt. Das diffuse (Ober-) Licht hat innerhalb der Krone eine Lichtstärke von $\frac{1}{15}$—$\frac{1}{20}$; das (gemischte) Sonnenlicht der Krone ist auf $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{4}$ abgeschwächt. Das Minimum des relativen Lichtgenusses dieses Baumes schwankt zwischen $\frac{1}{112}$ (Intensitätsmaximum = 0.083) und $\frac{1}{211}$ (Intensitätsmaximum = 0.071), das Maximum des relativen Lichtgenusses aber steigt bis auf nahezu 1 (Intensitätsmaximum = 1.492). Das völlig ergrünte, bereits assimilierende Blatt ist im Durchschnitt etwa zehnmal so stark beleuchtet als ein noch unergrüntes. Im extremsten Fall ist ersteres schätzungsweise aber fünfhundertmal stärker beleuchtet als letzteres.

Lichtgenuß der tropischen Schattenbäume.

Albizzia moluccana. In den tropischen Plantagen kultiviert man gewisse Bäume in der Absicht, bestimmte Kulturen durch den schwachen Schatten dieser Bäume der vollen Wirkung der Sonne bis zu einer bestimmten Grenze zu entziehen. Diese Schattenbäume werden insbesondere zum Schutze von Kaffee- und Kakaokulturen gepflanzt. Sie sind alle durch ein sehr hochgelegenes, also dem Maximum sehr genähertes Minimum des Lichtgenusses ausgezeichnet und dadurch von den meisten tropischen Laubbäumen, die gewöhnlich ein niedriges Minimum haben, auffallend unterschieden. Im Monate Dezember 1893 führte ich in Buitenzorg, und zwar zu den verschiedensten Tageszeiten zahlreiche Messungen über die im Kronenschatten dieses Baumes herrschenden Lichtintensitäten aus. Die Bäume hatten eine Höhe von 9—12 m, einen Kronendurchmesser von 8—11 m und einen Stammumfang = 50—60 cm. Ich erfuhr, daß diese immerhin schon ansehnlichen Bäume nur ein Alter von $1\frac{1}{2}$—2 Jahren hatten. Die Exposition der untersuchten Bäume war eine fast völlig freie.

Die Intensität des Lichtes innerhalb der Baumkrone sinkt bis auf den Wert L = $\frac{1}{3}$, Intensitätsmaximum = 0.476.

Die Intensität des diffusen Schattenlichtes dieses Baumes schwankte zischen $\frac{1}{1.92}$—$\frac{1}{3.09}$, Intensitätsmaximum = 0.733—0.476. Das durchgehende Sonnenlicht (richtiger gesagt das durchgehende gemischte

Licht bei Sonnenbeleuchtung) schwankte Mittags in seiner Intensität zwischen $\frac{1}{1.5}$—$\frac{1}{1.6}$, Intensitätsmaximum = 0.954—0.892.

Die relativ höchsten Minima von L erhält man bei hohem Sonnenstande infolge der gegen die Sonnenwirkung geschützten Anordnung der Blättchen. Die Unterschiede gegenüber der normalen Blattanordnung sind aber nicht erheblich, wie aus den nicht weit auseinander liegenden Grenzwerten der Intensität zu ersehen ist.

Außer diesen in Buitenzorg angestellten Beobachtungen über die Intensität des inneren Lichtes der *Albizzia moluccana* habe ich an diesem und an anderen Schattenbäumen im Kulturgarten zu Tjikömöh noch Lichtmessungen vorgenommen.

Außer *Albizzia moluccana* werden daselbst als Schattenbäume kultiviert: *Pithecolobium Saman*, *Cedrela serrulata* und *C. odorata*. Es sind dies durchaus hochschäftige Bäume von beträchtlicher Höhe (bis 20 m) und einem Kronendurchmesser von 6—10 m, welche nach einer Richtung in Entfernungen von 8 zu 8 m und in der darauf senkrechten Richtung von 5 zu 5 m über Kakao- und Kaffeekulturen stehen, und bestimmt sind, die Anpflanzungen vor zu starker Sonnenbestrahlung zu schützen.

Die Lichtmessungen wurden zu Tjikömöh anfangs Januar 1894 vorgenommen und lieferten folgende Resultate:

	L	Intensitätsmaximum
Albizzia moluccana	$1-\frac{1}{3}$	0.530
Cedrela serrulata	$1-\frac{1}{3.3}$	0.451
Cedrela odorata	$1-\frac{1}{3.7}$	0.402
Pithecolobium Saman. . . .	$1-\frac{1}{4.2}$	0.354

Durch diese Werte ist auch schon die Stärke jenes Lichtes charakterisiert, welches die unter diesen Schutzbäumen stehenden Pflanzungen von außen empfangen. Für die im Schutze der Schattenbäume kultivierten Pflanzen bedeutet die Stärke des Schattenlichtes das Maximum des Lichtgenusses. Die Minima liegen natürlich viel tiefer.

Lichtgenuß einiger subtropischer Holzgewächse.

Die nachfolgenden Beobachtungen beziehen sich auf Bäume und Sträucher der Gärten und weiteren Umgebung von Kairo.

Urostigma (*Ficus*) *elasticum*. Das Maximum des relativen Lichtgenusses ist gleich 1. Das mittlere Minimum beträgt $\frac{1}{10}$—$\frac{1}{11}$, weicht also kaum merklich von den an diesem Baum in Buitenzorg ermittelten Werten ab.

Albizzia Lebbek. Hélouan, anfangs März. Maximum von L = 1; mittleres Minimum $\frac{1}{11}$ (Intensitätsmaximum 0.088).

Schinus terebinthifolius. Ebendaselbst. Maximum des relativen Lichtgenusses = 1. Mittleres Minimum des relativen Lichtgenusses $\frac{1}{5}-\frac{1}{8}$ (Intensitätsmaximum $0.177-0.111$).

Nachträgliche Anmerkung. Herr Prof. P. Leon. Angerer, seit längerer Zeit in Kremsmünster (Niederösterreich, Seehöhe 384 m) mit Lichtgenußbestimmungen von Laub- und Lebermoosen beschäftigt, hat mir folgende Daten über den relativen Lichtgenuß einiger Laub- und Lebermoose (*) zur Verfügung gestellt, die ich nachträglich diesem Abschnitte noch einfügen konnte.

Bryum argenteum März, $L = 1-\frac{1}{1.15}$.

Catharinea undulata. April, $L = \frac{1}{4}-\frac{1}{10}$.

Plagiochila asplenioides (*). März bis Mai, $L = \frac{1}{2}-\frac{1}{10}$.

Polytrichum commune L. Nach Beobachtungen von März bis Mai, $L = 1-\frac{1}{22}$, Optimum $\frac{1}{3}$.

Schistidium apocarpum. Nach im März, April und Oktober angestellten Beobachtungen $L = \frac{1}{1.18}-\frac{1}{3}$.

Sphagnum acutifolium. März bis Mai, $L = \frac{1}{1.4}-\frac{1}{14}$.

Thuidium tamariscinum Br. et Sch. April, $L = \frac{1}{4}-\frac{1}{14}$.

Tortula muralis. Nach Beobachtungen vom März bis Mai, $L = 1-\frac{1}{3}$.

Anhang.

Lichtstärke des Waldschattens. Lichtgenuß des Unterholzes und einiger krautiger und halbstrauchartiger in den Waldschatten eintretender Gewächse.

Die Lichtintensität des Waldschattens hat schon deshalb Interesse, weil dieselbe dem Maximum des Lichtgenusses der Schattenpflanzen entspricht. Für alle diese Gewächse, das Unterholz mit einbegriffen, ist das Schattenlicht das Außenlicht.

Im ungeschlossenen Walde ist die Lichtstärke begreiflicherweise sehr veränderlich. Hingegen zeigt sich im geschlossenen Walde eine viel gleichmäßigere Lichtstärke. Doch ist selbst hier, wie wir gleich sehen werden, die Intensität des Schattenlichtes zu ein und derselben Zeit keine konstante.

Es hat den Anschein, als würde im geschlossenen Walde das Schattenlicht dem Minimum des Lichtgenusses der den Wald zusammensetzenden Baumart entsprechen. Wir haben hier der Einfachheit wegen einen Wald im Auge, der nur aus einer Baumart besteht, also z. B. einen Fichtenwald, dessen Baumschatten dem Anscheine nach im Mittel dem dreißigsten Teil des Gesamtlichtes entsprechen würde. Die Beobachtung belehrt uns hingegen eines anderen.

Die Messung zeigt nämlich, daß der Waldschatten viel tiefer als auf das Minimum des Lichtgenusses der Waldbäume sinken kann. Diese Tatsache ist auch ganz gut zu verstehen. Es muß doch einleuchten, daß die Baumstämme die Stärke des Vorderlichtes einschränken. Die oben angeführte Tatsache, daß bei dichtbelaubten Bäumen nur die Zweigenden reich beblättert sind, und die Hauptmasse des inneren Gezweiges eines solchen Holzgewächses gänzlich blattlos ist, lehrt eindringlich, daß dieses blattlose Holz in Verbindung mit dem toten oder absterbenden Holze der Krone, das Oberlicht sehr einschränken und unter das Minimum des Lichtgenusses herabdrücken muß. Aber es kann die Lichtstärke des Schattens im geschlossenen Walde auch über dem Minimum des Lichtgenusses der betreffenden Baumart gelegen sein.

Begreiflicherweise wird in erster Linie die Stärke des Schattens im geschlossenen Walde von der Baumart abhängig sein. Man denke beispielsweise an den hellen Schatten im Lärchen- und den tiefen Schatten im Fichtenwalde. Ich habe die Lichtverhältnisse beider Waldarten genauer verfolgt.

Der Lichtgenuß der Lärche beträgt $\frac{1}{5}$ (oder $\frac{1}{6}$; s. oben S. 159). In dem prachtvollen Lärchenwalde zu Mieders in Tirol (Seehöhe 953 m) habe ich ein Schattenlicht beobachtet, welches im Mittel etwa dem vierten Teil des Gesamtlichtes entsprach. Der Boden dieses Lärchenwaldes ist mit Gras bedeckt und dazwischen kommen noch zahlreiche krautartige Pflanzen vor.

Ich hatte Gelegenheit an mehreren Orten in Tirol und in Kärnten das Schattenlicht des geschlossenen Fichtenwaldes zu bestimmen. Ich fand als Minimum $\frac{1}{60}$—$\frac{1}{90}$. Die Beobachtungen wurden im Monat August angestellt. Über die Verschiedenheit dieser Minima darf man sich nicht wundern, da die Fichte sehr variiert und den Lichtzutritt zum Waldboden in verschiedenem Maße einschränkt. Ich erinnere nur daran, daß Fichten existieren mit der Tendenz, ihre Äste horizontal oder in geringer Neigung zum Horizont auszubilden und andere, deren Zweige nach abwärts neigen. Die ersteren werden hauptsächlich das starke Oberlicht, die letzteren das Vorderlicht einschränken.

Eingehende Beobachtungen habe ich im Monate August in der Umgebung von Mutters in Tirol (Seehöhe 830 m) über die Stärke des Schattenlichtes angestellt, ferner über den Lichtgenuß der Bodenvegetation. Das Lichtgenußminimum der dortigen Fichten betrug etwa $\frac{1}{30}$, die Lichtstärke des Schattens hingegen gewöhnlich $\frac{1}{40}$—$\frac{1}{90}$, nur an den helleren Stellen erhob sie sich auf $\frac{1}{20}$—$\frac{1}{8}$.

Am Waldrande stand *Tormentilla erecta*, deren Lichtgenuß 1—$\frac{1}{5}$ beträgt. Trotz aufmerksamer Beobachtung fand ich diese Pflanze im blühenden Zustande nur am Waldrande oder an größeren Lichtungen. Bis zu einem Schattenlichte von $\frac{1}{10}$ reichte *Erica* (*Calluna*) *vulgaris*, *Vaccinium myrtillus* bis $\frac{1}{48}$—$\frac{1}{54}$[1]). In diesem Schattenlichte beobachtete ich *Cerastium vulgatum* L. f. *glandulosum* Bönn. Merkwürdigerweise fand ich *Pteris aquilina*, die sonst mit Vorliebe sonnige Stellen wählt und deren Lichtgenußmaximum = 1 ist, in noch tieferem Schatten. Ich bestimmte die geringste Lichtstärke, bis zu welcher diese Pflanze im Waldschatten vordrang und

[1]) Kißling gibt als Minimum für *Vaccinium myrtillus* $\frac{1}{20}$ an, allerdings mit dem Zusatz: vor der Belaubung des Deckbaumes.

fand dieselbe = $\frac{1}{60}$. Am tiefsten ging von grünen Phanerogamen *Oxalis acetosella* in den Schatten. Ich fand dieselbe vereinzelt noch bis $\frac{1}{70}$. Über diese Lichtstärke hinaus fand ich keine grüne Phanerogame mehr im normalen Zustande, nur hier und dort leichten völlig sterilen Grasanflug.

Ich füge hier noch einige Beobachtungen über das Vordringen einiger Umbelliferen und einiger *Geranium*-Arten in den Waldesschatten an, welche ich in Friesach (Kärnten) im Monat August angestellt habe.

Der Fichtenwald in der Umgebung von Friesach, in welchem ich meine Beobachtungen vornahm, zeigte etwa die gleichen Schattenverhältnisse, welche ich in Mutters beobachtete. Die Seehöhen beider Orte sind nicht sehr verschieden; Mutters liegt 830 m, Friesach 637 m über dem Meere.

Chaerophyllum hirsutum geht bis $\frac{1}{18}$, *Pimpinella magna* bis $\frac{1}{12}$ und *Heracleum sphondylium* bis $\frac{1}{8}$ in den Schatten des Fichtenwaldes. Hingegen habe ich die auf den dortigen die Wälder berührenden Wiesen ungemein häufige *Pastinaca sativa* niemals in den Schatten des Fichtenwaldes eintreten gesehen. Wohl aber fand ich diese Pflanze im lichten Schatten des Föhrenwaldes bei Längsee (in Kärnten) hin und wieder, stets in schwächlichen verpilzten Exemplaren.

Geranium phaeum, *Robertianum* und *palustre* gehen ganz entsprechend ihrem Lichtgenußminimum (s. oben S. 132) in den Fichtenschatten, niemals aber, so aufmerksam ich die Sache verfolgte, *G. pratense*. Hingegen habe ich auch diese Pflanze — allerdings in verkümmerten Exemplaren — im lichten Föhrenschatten (bei Längsee) hin und wieder beobachtet.

Wo der Schatten des Fichtenwaldes, wie in Mutters, bis auf $\frac{1}{90}$ hinabgeht, erscheint von $\frac{1}{70}$ an der Boden, abgesehen von hier und dort auftretendem spärlichstem Grasanflug, wie tot. Ich nenne einen so lichtschwachen Schatten toten Waldschatten. In diesem toten Waldschatten fand ich auch keine Laub- und Lebermoose mehr. Von pflanzlichen Gebilden treten in demselben nur höchstens sorediale Flechtenanflüge oder Pilze auf.

In den Tropen beginnt der tote Waldschatten erst bei $\frac{1}{120}$. Spärlichen Grasanflug habe ich dort noch bei $\frac{1}{100}$ beobachtet.

Achtet man auf die absolute Lichtintensität, so ergibt sich, daß in den Tropen die letzte Spur einer grünen phanerogamen Vegetation bei einer geringeren Lichtstärke als in mittleren Breiten auftritt. Letzter Grasanflug kommt in unserem Walde bei etwa $\frac{1}{75}$, in den Tropen bei $\frac{1}{100}$ vor. Dem ersten Werte entspricht aber ein Intensitätsmaximum von 0.018, dem letzten von 0.015.

Lichtgenuß des Unterholzes unserer Wälder. Jedes Holzgewächs kann im Walde als Unterholz auftreten, wenn nur sein Lichtbedürfnis geringer ist als das der überschattenden Bäume. Ist das Lichtbedürfnis des Unterholzes im jungen Walde aber größer, so stirbt es desto früher ab, je mehr die Bäume sich entwickeln und je früher sie ihre volle Schattenstärke erreichen.

Es kann ferner jedes auf geringe Lichtstärke gestimmte Holzgewächs im Schatten überhaupt, also auch im Waldesschatten, fortkommen, wenn sein eigenes Lichtgenußminimum kleiner ist als die Lichtintensität des Tages- oder Waldschattens, in welchem das betreffende Gewächs zu leben genötigt ist.

Es werden deshalb Buche, Roßkastanie, Ahorne usw. starkes Schattenlicht vertragen, mithin auch als Unterholz so lange fortkommen können, bis die Überschattung ihr eigenes Minimum unterschreitet. In dem Maße als das ihnen von außen, sei es im Walde oder an einem anderen Standorte, zukommende Licht geringer wird, werden sie selbst in ihrer Laubentfaltung gehindert sein, und eine desto kleinere Masse selbsterzeugtes Laub wird genügen, um sie auf ihr Lichtminimum zu bringen.

Schließlich reduziert das Unterholz das Laub so sehr, daß kein einziges Blatt des betreffenden Strauches mehr im Schatten des eigenen Laubes steht.

Es kommt diese größte Ausnützung des Außenlichtes gewöhnlich dadurch zustande, daß die Blätter des ganzen Strauches die Tendenz haben, sich in einer Ebene auszubreiten. Diese Ebene steht senkrecht auf der Richtung des stärksten diffusen Lichtes des Standortes und ist im Waldesschluß in der Regel die horizontale. Man kann diese Erscheinung an zahlreichen als Unterholz auftretenden Gewächsen, z. B. an *Fagus*, *Ulmus*, *Evonymus verrucosus* usw. in unseren Wäldern beobachten. Eine weitere Unterschreitung der solchen Holzgewächsen im Walde dargebotenen Lichtmenge führt zu ihrem Absterben.

Im Schatten von *Carpinus betulus* bei $L = \frac{1}{58}$ fand ich folgende Gewächse noch als Unterholz vor: *Fagus silvatica*, *Carpinus betulus*, *Acer campestre*, *Ulmus campestris*, *Cornus sanguinea*, welche alle noch wohlerhalten aussahen; hingegen unter gleichen Lichtverhältnissen im Absterben begriffen: *Sambucus nigra*, *Evonymus europaeus* und *E. verrucosus*.

Ich möchte noch eine Bemerkung über die Qualität des am Waldboden herrschenden Lichtes hier anfügen. Es wurde bisher nur auf das den Waldboden beleuchtende diffuse Licht hingewiesen, welches durch die Baumkrone dringt und hervorgehoben, daß auch

direktes Sonnenlicht auf den Waldboden trifft, und zwar von gleicher Stärke wie jenes, welches die Peripherie der Krone bestrahlt.

Es gibt aber auch noch eine andere Beleuchtung des Waldbodens, nämlich diejenige, welche von Sonnenbildern[1]) herrührt. Die Sonnenbilder entstehen beim Durchgang der Sonnenstrahlen durch engste Lücken im Laube. Sie erscheinen als helle Ellipsen. Projiziert man sie auf eine ebene Fläche, so läßt sich leicht zeigen, daß sie, entsprechend der Form der Sonne, die Gestalt einer Kreisfläche haben. Auf lichtsandigen Wegen tiefbeschatteter Gärten fallen sie besonders auf. Die Lichtstärke dieser Sonnenbilder ist größer als die des diffusen Lichtes, aber geringer als die der direkten Sonnenstrahlen. Ihre Lichtstärke ist veränderlich, nämlich abhängig von der Entfernung, in welcher sie von der Erzeugungsstätte liegen. Von hier nimmt die Lichtstärke im umgekehrt quadratischen Verhältnis der Entfernung von der in der Baumkrone gelegenen Entstehungsstätte ab. Je kleiner sie sind und je zahlreicher sie auftreten, desto mehr verstärken sie das den beschatteten Boden erhellende Licht.

[1]) Dieselben sind zuerst von Aristoteles gesehen, aber von ihm unrichtig gedeutet worden. Wiesner, Biologie S. 294.

Fünfter Abschnitt.

Konstantbleiben beziehungsweise Wechsel des Lichtgenusses in den Entwicklungsperioden der Pflanzen und Optima des Lichtgenusses.

Im vorigen Abschnitte wurde bereits rücksichtlich bestimmter Fälle auf einen Wechsel des Lichtgenusses einer und derselben Pflanzen hingewiesen. Ich brachte schon einige diesbezügliche Daten vor, welche zeigen, daß mit fortschreitender Jahreszeit, nämlich vom Frühling zum Sommer, ein und dieselbe Pflanzenart ihr Lichtminimum ändert. Es wurden im vorigen Abschnitte auch einige Fälle der Änderung des Lichtgenusses beim Eintritt des Blühens mitgeteilt und bereits der allgemein gültige Satz ausgesprochen, daß dem Stationärwerden des Lichtgenusses der sommergrünen Gewächse ein Zustand vorausgeht, in welchem bei der Laubentfaltung das Minimum des Lichtgenusses sinkt, bis der genannte stationäre Zustand erreicht ist. In einem folgenden Abschnitte werde ich die bei der Änderung der geographischen Breite und Seehöhe des Pflanzenstandortes sich gesetzmäßig einstellende Änderung des Lichtgenusses der betreffenden Gewächse zu schildern unternehmen.

In diesem Teile des vorliegenden Abschnittes beschränke ich mich darauf, zu zeigen, daß es Pflanzen gibt, welche ihre ganze Entwicklung: Ausbildung der Vegetationsorgane, Blüten- und Fruchtbildung bis zur Samenreife bei Gleichbleiben des relativen Lichtgenusses durchmachen, und andere, welche, sei es bei der Laubentwicklung, sei es beim Blühen und Fruchten, ihren relativen Lichtgenuß ändern.

Zuerst soll gezeigt werden, daß es tatsächlich Pflanzen gibt, welche von dem gleichen relativen Lichtgenuß während ihrer ganzen Entwicklung beherrscht werden.

Zum Nachweise dieses Verhältnisses stütze ich mich zunächst teils auf im Freien angestellte Beobachtungen über den Lichtgenuß der Kresse (*Lepidium sativum*), teils auf besonders eingeleitete mit

dieser Pflanze vorgenommene Versuche, welche den Zweck hatten, die Entwicklung derselben unter dem Einflusse bestimmter Beleuchtungsgrade unter sonst nach Möglichkeit eingehaltenen konstanten Vegetationsbedingungen kennen zu lernen. Diese Versuche sind in einem später folgenden Abschnitte genau beschrieben. Hier sind nur die Hauptresultate angeführt, an welche meine folgenden Betrachtungen anknüpfen. Im Sommer kultiviert oder im Freien wild oder verwildert vorkommend, gedeiht die Pflanze bei einem Lichtgenuß $= 1-\frac{1}{10}$. Unterhalb dieses Minimums vegetiert wohl die Pflanze, aber sie blüht und fruchtet nicht. Ihre Assimilation ist bis zu einer bestimmten Grenze noch immer größer als die Dissimilation.

Auf jene Lichtstärke bezogen, bei welcher $L = 1-\frac{1}{10}$ ist, d. i. auf die mittlere Lichtstärke von Mai—August, reicht dieser Zustand, bei welcher die Assimilation die Dissimilation überragt, bis auf etwa $\frac{1}{36}$. Bei diesem Minimum werden aber nur meist vier Laubblätter gebildet und dann tritt ein stationärer Zustand ein, bei welchem die Cotyledonen, die sich laubblattartig ausgebildet hatten und einen Blattstiel von durchschnittlich 15 mm Länge bildeten, zugrunde gehen. Solche Zustände sind in der freien Natur nicht zu finden. Sinkt die Lichtstärke bis auf beiläufig $\frac{1}{50}$ so entstehen keine Primordialblätter mehr, aber die Cotyledonen werden auch laubblattähnlich und fast ebenso groß und lang wie im früheren Falle. Assimilation ist bei $\frac{1}{50}$ nicht mehr nachweisbar; der stationäre Zustand wird noch rascher als im früheren Falle erreicht. Bei $\frac{1}{80}-\frac{1}{200}$ bleiben die Cotyledonen klein, ergrünen aber noch sehr deutlich. Bei $\frac{1}{250}$ ist der Zustand der Cotyledonen derselbe wie im letzten Falle aber es findet kein Ergrünen mehr statt.

Von einem normalen Lichtgenuß ist zweckmäßigerweise nur dann die Rede, wenn er ausreicht, die Pflanze zur vollen Entwicklung zu bringen. Nach den mitgeteilten Beobachtungen ist also der normale Lichtgenuß, das ist also dasjenige, was bisher immer als »Lichtgenuß« kurzweg bezeichnet wurde, $= 1-\frac{1}{10}$. Dies bestätigen auch die im Freien vorkommenden Kressepflanzen, ob dieselben wild (oder verwildert) vorkommen, oder in Gartenkultur gehalten wurden.

Im Freien ist *Lepidium sativum* unter $\frac{1}{10}$ nicht anzutreffen, wohl erhält es sich, etwa zwischen $\frac{1}{10}-\frac{1}{36}$ unfruchtbar, aber bei größerer Lichtstärke doch nicht blattarm, sorgfältige Kultur vorausgesetzt, eine Erscheinung, die, wie wir gesehen haben, bei manchen Pflanzen, z. B. bei *Geranium pratense* auch in der freien Natur zu beobachten ist. Nur um diese auch in der Natur vorkommende Form des Lichtzuflusses vom normalen Lichtgenuß zu unterscheiden, bezeichne ich denselben als »anomalen« Lichtgenuß.

Bei *Lepidium sativum* bleibt zur normalen Entwicklungszeit der relative Lichtgenuß in allen Lebensabschnitten konstant, wird er unterschritten, so kann die Pflanze bis zu einer bestimmten Grenze wohl weiter vegetieren, aber sie blüht und fruchtet nicht.

So wie die Kresse dürften sich wohl alle annuellen Pflanzen verhalten. Die Zahl derselben ist eine große. In Mitteleuropa bilden sie vielleicht ein Zehntel der ganzen phanerogamen Flora. Wenn man die Standortsverhältnisse dieser Pflanzen beachtet, so sieht man, daß sie fast alle in freier Exposition auftreten. Es ist mithin das Maximum des relativen Lichtgenusses = 1, was ja dem Maximum der Beleuchtung entspricht. Dieses Maximum kann nicht überschritten werden. Da nun bei diesem Maximum die annuelle Pflanze keimt und vegetiert, so ist ersichtlich, daß für die Blüten- und Fruchtbildung keine Erhöhung des Lichtgenusses eintreten kann. Für alle frei exponierten annuellen Pflanzen gilt also ohne Einschränkung der Satz, daß ihr Vegetieren, Blühen und Fruchten bei dem gleichen Lichtgenußmaximum stattfindet. Bei eingeschränkter Beleuchtung gedeihen nur sehr wenige annuelle Pflanzen. Wir werden in einem späteren Abschnitte sehen, daß sie in der krautigen Vegetation der Wälder fast gänzlich fehlen. Solche Ausnahmefälle sind *Cardamine silvatica*, welche in Wäldern oder Bergschluchten vorkommt (nach meinen Beobachtungen bei einem Intensitätsmaximum von 0.2), *Möhringia trinerva*, die sich mehr unter Gebüsch hält, aber bis zu einer nahen Grenze auch in den Wald eindringt. Nach einigen wenigen von mir angestellten Beobachtungen scheint diese im Mai und Juni blühende Pflanze bei einem Intensitätsmaximum = 0.1—0.2 vorzukommen. Die meisten Annuellen dulden aber keine erhebliche Einschränkung des Lichtgenusses, und nur wenige existieren, die allerdings auch bei völlig freien Exposition auftreten, aber doch bis zu einer weitergehenden Grenze im Schatten gedeihen, z. B. *Brassica nigra* oder *Galium aparine*, welche letztere ziemlich tief in den Schatten der Wälder eintritt, hier aber bereits den Habitus ändert. Zahlreiche Annuelle sind jener geringen Lichtabschwächung ausgesetzt, welche ich oben als »Verschleierung« bezeichnet habe. Letztere wird bei diesen Pflanzen hauptsächlich durch die Getreidesaat bewirkt. Hierher gehören z. B. *Scandix pecten*, *Bifora radians* u. m. a. Da diese Pflanzen aber auch auf völlig freiem Standorte blühen und fruchten, so gehören sie gleichfalls jener Kategorie von Pflanzen an, welche während ihrer ganzen Lebenszeit denselben Lichtgenuß aufweisen.

Die biennen Gewächse dürften sich wohl im großen ganzen so

wie die annuellen rücksichtlich ihres Lichtgenusses verhalten. Die Tendenz, sich auch geringeren Lichtintensitäten anzupassen, scheint bei diesen Pflanzen häufiger als bei den Annuellen vorzukommen. Die frei exponiert auftretenden Biennen unterliegen dem gleichen Lichtgenußgesetze wie die auf gleichen Standorten auftretenden Annuellen.

Es ist wohl einleuchtend, daß dieses Gleichbleiben des Lichtgenusses sich uneingeschränkt auf den relativen Lichtgenuß bezieht. Was aber den absoluten Lichtgenuß anlangt, so hat das Gleichbleiben nur Geltung für die natürliche Entwicklungsepoche[1]). Ändert sich eine annuelle Pflanze in eine ephemere um, welche beispielsweise ihre ganze Entwicklung im Mai—Juni, Juli—August und September—Oktober durchmacht, so wird wohl der relative Lichtgenuß konstant bleiben können, aber der absolute wird von dem Sonnenstande der einzelnen Entwicklungsepoche abhängig sein.

Es sei hier daran erinnert, daß eine gewöhnlich annuelle (oder bienne) Pflanze unter besonderen Verhältnissen ephemer werden kann, wenn sich nämlich ihr Lichtgenuß innerhalb weiter Grenzen bewegt. Nur so vermag sie sich den geänderten Lichtverhältnissen anzupassen. *Senecio vulgaris* sät sich im Herbste aus und kann in milden Wintern blühende Pflanzen hervorbringen. Es ist einzusehen, daß dies nur möglich ist, wenn bei ihr das Maximum des Lichtgenusses vom Minimum weit entfernt ist. Das trifft in der Tat zu: $L = 1 - \frac{1}{29}$. (S. oben S. 71 und 132.)

Ich komme nun zu denjenigen Gewächsen, welche im Laufe ihrer Entwicklung ihren Lichtgenuß ändern.

Ich beginne mit dem einfachsten, schon der unmittelbaren Beobachtung sich darstellenden Fall, nämlich mit der Änderung des

---

[1]) Daß man die Annuellen im Winter selbst bei Einwirkung des vollen Tageslichtes und genügender Temperatur nicht zur normalen Entwicklung bringen kann, hat offenbar seinen Grund darin, daß sie, auf hohe Lichtintensitäten angewiesen, im schwachen Tageslichte des Winters die Kohlensäure nicht zu assimilieren vermögen, also bei ihrer Entwicklung auf die in dem Samen enthaltenen Reservestoffe angewiesen sind. Im Dezember und Januar bringt man bei sorgfältigster Kultur die Keimlinge von *Lepidium sativum* nicht weiter als bis zur Ausbildung grüner, laubblattartiger Cotyledonen. Im Februar kommt es zur Ausbildung von Primordialblättern, aber die Pflänzchen sterben bald ab, weil ihre Dissimilation bei so geringen Tageshelligkeiten noch größer ist als ihre Assimilation. Die Pflänzchen erreichen eine bestimmte Höhe und fallen dabei um, da das von fortschreitender Welkung begleitete Absterben am Grunde des hypocotylen Stengelgliedes beginnt, nachdem eine Schrumpfung der Wurzel eingetreten ist. (Nach Beobachtungen, welche Herr L. v. Portheim im pflanzenphysiologischen Institute ausführte, stirbt *Vicia sativa*, wenn infolge ungenügender Beleuchtung die Dissimilation größer ist als die Assimilation, an der Spitze ab.) Erst Ende April erheben sich die Lichtintensitäten so weit, daß bei sonst günstigen Vegetationsbedingungen eine künstliche Zucht von *Lepidium sativum* möglich wird.

Lichtgenusses bei der Laubentwicklung der sommergrünen Holzgewächse. Der Baum oder Strauch hat sich im Herbste entblättert. Die Axillarknospen, welche, durch das Laub zum Teile gedeckt, sich bei abgeschwächtem Lichte entwickelten, sind nunmehr einer stärkeren Beleuchtung ausgesetzt, was sich indes nicht nur im relativen, sondern, wie die Messung lehrt, auch im absoluten Lichtgenusse ausspricht. Die Terminalknospen stehen aber im Beginn der Laubentwicklung unter denselben Verhältnissen der Beleuchtung, unter welchen sie sich schon während ihrer Entwicklung befanden, sowohl in Hinsicht auf ihren relativen als ihren absoluten Lichtgenuß[1]). Sie sind also in betreff der Beleuchtung unter günstigen Verhältnissen, welche häufig dahin führen, die Blütenbildung gerade in diesen Knospen zu befördern. Der Rhythmus der Entwicklung der Laubsprosse bringt es mit sich, daß die Terminalknospe entweder dominiert und die kräftigste Knospe des ganzen Sprosses repräsentiert (*Aesculus*) oder daß sie verkümmert, bez. daß das sehr reduzierte Sproßende abgeworfen wird (Linde, Ulme usw.)[2]). Im ersten Falle bildet sie sich gewöhnlich als Tragknospe aus und bringt Blüten hervor. Solche Terminalknospen sind allerdings während ihrer Entwicklung stärkerer Beleuchtung als die bloß Blätter hervorbringenden Axillarknospen ausgesetzt; aber beide Prozesse, nämlich sowohl die Entwicklung der Axillarknospe als die der Terminalknospe, geht innerhalb der Grenze des Lichtgenusses des betreffenden Baumes vor sich, also z. B. *Aesculus hippocastanum* (geschlossener Bestand) zwischen $1 - \frac{1}{57}$.

Wenn nun auch schon im Winter die Laubknospen der sommergrünen Gewächse relativ stark beleuchtet sind, was ihnen vielleicht manchen bisher unbekannten Vorteil bietet, so kommt diese stärkere Beleuchtung doch erst im Beginn der Vegetationsperiode zur sichtlichen Geltung.

Ich bezeichne jene Lichtintensitätsminima, welche beim Beginn der Belaubung sich innerhalb der Krone einstellen, als Anfangsminima.

In der nachstehenden Zusammenstellung sind die Anfangsminima verschiedener sich dicht belaubender Holzgewächse angeführt:

---

[1]) Streng genommen wird auch den Terminalknospen, so lange sie sich am belaubten Baum oder Strauch befinden, ein kleiner Teil des Lichtes durch die Blätter entzogen; aber jedenfalls sind sie vor der Entlaubung viel stärkerer Beleuchtung als die tiefer stehenden Axillarknospen ausgesetzt.

[2]) Wiesner, Biologie (1902) S. 85—86.

Crataegus oxyacantha	$\frac{1}{2.2} - \frac{1}{3}$
Prunus Padus	$\frac{1}{2.2} - \frac{1}{3.5}$
Ulmus campestris	$\frac{1}{1.5} - \frac{1}{5}$
Viburnum lantana	$\frac{1}{2} - \frac{1}{3}$
Platanus occidentalis	$\frac{1}{2} - \frac{1}{4}$

Um zu ersehen, daß eine Proportionalität zwischen dem Anfangs- und dem stationären Minimum existiert, seien einige Beispiele hervorgehoben, die sich auf verschieden dicht belaubte Holzgewächse beziehen und durch sehr verschiedene Werte stationär gewordener Minima charakterisiert sind.

	Anfangsminimum	Stationärer Wert
Larix decidua	$\frac{1}{1.2} - \frac{1}{2}$	$\frac{1}{5}$
Ailanthus glandulosa	$\frac{1}{1.4} - \frac{1}{2.2}$	$\frac{1}{22}$
Acer platanoides	$\frac{1}{3} - \frac{1}{4.2}$	$\frac{1}{55}$
Fagus silvatica (Waldbaum) . .	$\frac{1}{3} - \frac{1}{4}$	$\frac{1}{60}$

Wie aus diesen Zahlen zu entnehmen ist, besteht keine feste Proportionalität zwischen Anfangs- und stationärem Minimum; höchstens könnte man sagen, daß einem hochgelegen stationären Werte ein hohes Anfangsminimum zu entsprechen scheint. Doch stößt man bald auf Unregelmäßigkeiten, z. B. bei *Ulmus campestris*, dessen Anfangsminimum nicht nur zwischen auffallend weiten Grenzen schwankt, sondern auch im Vergleiche zum stationären Minimum, das bedeutend höher liegt, als das der Buche, bis auf $\frac{1}{5}$ herabgedrückt erscheint. Indes ist kein innerer Zusammenhang zwischen Anfangs- und stationärem Minimum nachweisbar. Ersteres scheint doch nur von der Dichte der Verästelung abzuhängen, welche durchaus nicht immer der Dichte der Belaubung, von welcher ja das Lichtgenußminimum hauptsächlich abhängt, proportional ist.

Mit der Feststellung dieser Anfangsminima hat sich auch im Anschluß an meine Untersuchungen Hesselman[1]) beschäftigt. Er ist zu demselben Resultate wie ich gelangt und bestimmte beispielsweise das Anfangsminimum von *Corylus avellana* auf $\frac{1}{2.5} - \frac{1}{3}$.

Ich komme nun zu der Frage, inwieweit sich zur Blütezeit ein Wechsel des Lichtgenusses einstellen kann.

Zahlreiche, auffällige, ganz alltägliche Erscheinungen und Erfahrungen regen diese Frage an. Der Schlehdorn (*Prunus spinosa*) und manche andere Sträucher blühen vor der Laubentwicklung. Da die Standortverhältnisse konstant bleiben und Hand in Hand damit sich

[1]) Hesselman, Schwedische Laubwesen (1904).

die Beleuchtungsverhältnisse konstant erhalten, so müssen zum mindesten die Maxima des relativen Lichtgenusses für die blühende und für die belaubte Pflanze dieselben bleiben. Die Minima können verschieden ausfallen. Da vom Blühen bis zur völligen Belaubung die Sonnenhöhe steigt, so muß das Maximum des absoluten Lichtgenusses für das Laub höher gelegen sein als für die Blüte. Zweifellos ist auch das Minimum des absoluten Lichtgenusses für das Blatt niederer als für die Blüte. — Ein nicht minder auffälliges Beispiel bildet die Herbstzeitlose (*Colchicum autumnale*). Die Blüte dieser Pflanze fällt in eine lichtärmere Periode als die Laubentwicklung. Da der Standort unverändert bleibt, desgleichen auch die Beleuchtungsverhältnisse, so muß der relative Lichtgenuß für die blühende Pflanze derselbe sein, wie für die vegetierende. Denn die Pflanze ist entweder frei exponiert oder kommt am Rande des Waldes oder der Au zur Blüte, wenn die Entlaubung des Waldes oder der Au noch nicht eingetreten ist, und bildet ihre Blätter aus, wenn die Belaubung sich schon vollzogen hat, so daß bei halb gedecktem Vorkommen der die Pflanze beleuchtende Himmelsanteil immer dieselbe Größe hat. Es bleibt also sowohl das Maximum als das Minimum des relativen Lichtgenusses von *Colchicum autumnale* während des Blühens und zur Zeit des Entstehens und der Funktion des Laubes dasselbe. Aber eben so sicher ist es, daß der absolute Lichtgenuß der blühenden Pflanze von dem der blattlosen und blühenden Pflanze verschieden sein muß. Und zwar ist der absolute Lichtgenuß der beblätterten Pflanze höher als der der blühenden gelegen. (Über den relativen und absoluten Lichtgenuß dieser Pflanze s. oben S. 132.)

Die Erfahrungen der Kultivateure sprechen vielfach dafür, daß das Blühen zahlreicher Pflanzen bei größeren Lichtintensitäten erfolgt als das Vegetieren. Viele Pflanzen, welche im Schatten nicht zum Blühen zu bringen sind, kommen durch die Einwirkung des hellen (gemischten) Tageslichtes, wie man gewöhnlich sagt, in der Sonne, zum Blühen. Sie weisen rücksichtlich der Blüteperiode sowohl einen höheren relativen als auch höheren absoluten Lichtgenuß auf, als während der Entwickelung und normalen Funktion des Laubes.

Wie man aus all dem Vorgeführten leicht ersehen kann, so gestalten sich die Verhältnisse des Lichtgenusses beim Vegetieren und Blühen so verwickelt, daß sich für Gewächse, bei welchen Blühen und Vegetieren unter verschiedenen Lichtverhältnissen stattfindet, keine einfache allgemeine Regel ableiten läßt.

Es scheinen vielmehr sowohl hinsichtlich des relativen als des absoluten Lichtgenusses der vegetierenden und der blühenden Pflanze, für den Fall, als der Lichtgenuß sich mit dem Blühen ändert, alle

möglichen Fälle realisiert zu sein, d. h.: sowohl der relative als der absolute Lichtgenuß kann vom Grünen zum Blühen bei bestimmten Pflanzen zu-, bei anderen abnehmen.

Um diese Verhältnisse dem Verständnis näher zu bringen, will ich zunächst die Bedingungen, unter welchen es zur Ausbildung von Blüten kommt, soweit dieselben durch praktische Erfahrungen und durch wissenschaftlich geführte Untersuchungen bis jetzt geklärt worden sind, in Kürze darlegen.

Es wurde schon oben auf die von Gärtnern geübte Praxis hingewiesen, Pflanzen durch Besonnung zum Blühen zu bringen. In allen solchen Fällen begünstigt die Beleuchtung die Blütenbildung. Aber die Gärtner vermögen zahllose Pflanzen durch »Treiben« im Finstern zum Blühen zu zwingen. Allerdings muß, wie die Gärtner wohl wissen, dem Treiben bei der Kronenbildung eine starke Beleuchtung vorangehen. Die Blütenknospen werden also auch hier unter Mitwirkung starken Lichtes zum Entstehen gebracht und das »Treiben« bewirkt nun die Ausbildung der bereits angelegten Blütenknospen. Dem Physiologen ist es klar, daß ein »Treiben« nur dann Erfolg haben kann, wenn genügend Reservestoffe vorhanden sind. Die Annuellen können nicht getrieben werden, da sie keine Reservestoffe enthalten, und die plastischen Stoffe, welche zu ihrem Aufbau erforderlich sind, müssen durch ihre grünen Organe gebildet werden. Der Gärtner kann im Winter den Flieder durch »Treiben« zum Blühen bringen; aber die Kresse oder irgend eine andere annuelle Pflanze kann er in unserm Winter nicht so weit erziehen, daß Blüten zum Vorschein kommen; dazu reicht die Lichtstärke unserer Wintersonne nicht aus.

Die bekannten Sachsschen Versuche haben gelehrt, daß Blüten, welche ihre plastischen Stoffe von assimilierenden Laubblättern beziehen, auch im Finstern zur Ausbildung gelangen, wenn nur die grünen Blätter der betreffenden Pflanzen in genügendem Lichte sich befinden. Es ist später von Klebs[1]), mir und anderen gezeigt worden, daß bei der Sachsschen Versuchsanstellung manche Pflanze allerdings normale Blüten bei Lichtausschluß hervorbringt; aber die Regel ist doch, daß Pflanzen, deren Blätter hell, deren Blüten dunkel gehalten werden und überhaupt Pflanzen, welche im Finstern zum Blühen gebracht werden, sich von den normal ausgebildeten unterscheiden. Ich fand, daß dunkel gehaltener Oleander keine roten, sondern weiße Blüten hervorbringt. Klebs beobachtete, daß *Digitalis purpurea* und andere Pflanzen, wenn sie nach dem Vorgange von Sachs kultiviert werden,

[1]) Klebs, Künstliche Metamorphose (1906).

im Dunkeln anders geartete Blüten ausbilden. Er fand hierbei eine Schwächung der Blütenfarbe, oder ein Kleinbleiben der Korollen oder die Eigentümlichkeit, bloß geschlossene Korollen hervorzubringen. Hieraus ist wieder die Unentbehrlichkeit des Lichtes für die normale Ausbildung der Blüten, wenigstens rücksichtlich bestimmter Pflanzen, ersichtlich.

Schon die vorgeführten Fälle lehren, daß Pflanzen existieren, welche ohne starkes Licht nicht befähigt sind, Blütenanlagen zu erzeugen. Es sind dies alle Pflanzen, welche man durch Treiben im Finstern zum Blühen bringen kann. Die Anlage dieser Blüten erfolgt im starken Lichte. Ist das Licht — so muß man fragen — in diesem Falle die unmittelbare Ursache der Anlage der Blütenknospen? Kerner[1]) hat diese Vermutung ausgesprochen. Er meint, die Sonnenstrahlen üben einen Reiz auf die Pflanze aus, welche hierdurch befähigt werde, Blütenknospen zu bilden.

Wir haben auch den Fall kennen gelernt, daß ein Blühen nur im Lichte deshalb eintreten kann, weil nur im Lichte die plastischen Stoffe sich bilden, welche zum Aufbau der Blüte erforderlich sind (*Lepidium sativum*). Daß in solchen Fällen ein Blühen auch eintreten kann, wenn die Blütenknospen dunkel gehalten werden, leuchtet nunmehr ein. Aber auch bei den in Dunkelheit zur Entwicklung gekommenen Blüten ist gewöhnlich Licht zur normalen Ausbildung erforderlich, wie wir gleichfalls schon gesehen haben.

Es ist aber gewiß nicht immer intensives Licht zur Erzeugung von Blütenknospen erforderlich. Ich erinnere an die bekannte, so häufig als Topfpflanze kultivierte *Aspidistra elatior*, deren Blütenknospen in sehr schwachem Licht angelegt werden, vielleicht sogar im Dunkeln, was aber erst experimentell geprüft werden müßte. Ein gleiches gilt für *Asarum europaeum* und *Colchicum autumnale*. Auch manche phanerogamen Schmarotzer scheinen ihre Blüten in höchst geschwächtem Lichte zur Anlage zu bringen. Durch Goebels Untersuchungen[2]) wurde tatsächlich eine vom Lichte gänzlich unabhängige Blütenbildung festgestellt, nämlich bei chlorophyllosen Schmarotzern, z. B. bei *Lathraea*, Orobanchen, Balanophoren usw. Jedenfalls ist es nicht mehr erlaubt zu sagen, daß nur unter dem Einflusse des Lichtes, oder gar starken Lichtes die Anlage der Blüten erfolge, wenn es auch nicht zweifelhaft sein kann, daß sowohl die Anlage der Blütenknospen als die Ausbildung zur vollkommenen Blüte bei

[1]) Pflanzenleben II. (1891).
[2]) Organographie (1898—1901) S. 221.

chlorophyllreichen Phanerogamen in der Regel durch starkes Licht bedingt werde[1]).

Sehr interessante Beobachtungen über den Einfluß verschieden starken Lichtes auf Blatt- und Blütenbildung ein und derselben Pflanze verdanken wir Vöchting[2]), welcher vor allem zeigte, daß die Bütenbildung verschiedener Pflanzen verschieden starke Beleuchtung erfordere. Er sagt[3]) »Um ihre Blütenbildung in normaler Weise vollziehen zu können, bedarf die Pflanze einer Beleuchtung, die unter ein gewisses unteres Maß nicht sinken darf, deren Stärke aber bei den verschiedenen Arten sehr ungleich ist . . . . So bringt *Impatiens parviflora*, eine Schattenpflanze, vollständige Blüten noch bei einer Beleuchtung hervor, bei der *Malva vulgaris*, eine Sonnenpflanze, kaum noch Knospen erzeugt. Und von den beiden Sonnenpflanzen *Mimulus Tilingi* und *Malva vulgaris* bildet jene unter der Beleuchtung des Gewächshauses noch Blüten von normaler Größe, während diese nur solche von etwa halbem normalem Umfang erzeugt«.

Von besonderem Interesse für die uns beschäftigende Frage ist folgende Beobachtung Vöchtings: »Bei *Mimulus Tilingi*, sagt der Autor, verläuft das vegetative Leben in günstiger Weise auch bei einer Beleuchtung, die zur Blütenbildung nicht mehr ausreicht«[4]). »Stellt man Pflanzen (dieser Art), die zu blühen begonnen haben, in geringer, jedoch so großer Entfernung vom Fenster auf, daß die gebotene Lichtmenge zum Blühen nicht mehr ausreicht, so beginnen sie an ihren aufrechten Teilen statt der Blüten vegetative Sprosse zu bilden«[5]).

[1]) Wenn auch unter den Bedingungen der Blütenbildung in vielen Fällen Licht, insbesondere starkes Licht nachgewiesen wurde, so kennt man doch die Ursachen, welche in der Pflanze wirksam werden, um einen Vegetationspunkt zu einer Blüte oder einen blütentragenden Sproß umzuwandeln, nicht. Sachs (Stoff und Form der Pflanzenorgane 1880) hat eine seinerzeit sehr beachtete Hypothese behufs Erklärung der Blütenbildung aufgestellt, welche dahin lautete, daß die Pflanze besondere »blütenbildende« Stoffe erzeugt, wie sie auch, nach seiner Annahme, besondere blattbildende, wurzelbildende Substanzen usw. hervorbringt. Diese Stoffe sollen es nun sein, welche die Pflanze instandsetzen, Blüten, Blätter usw. aus ihren Anlagen zu bilden. Über die chemische Natur dieser Stoffe konnte Sachs nichts angeben. Die Unhaltbarkeit dieser Hypothese habe ich zuerst nachgewiesen (Botan. Zeitung 1880) und alle Autoren, welche sich später mit der Frage der Entstehung der Blüten beschäftigten (Pfeffer, Driesch, Klebs usw.; siehe hierüber Klebs, »Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen« 1903, und »Über künstliche Metamorphosen« 1904) haben sich im gleichen Sinne geäußert. Neuestens hat sich O. Loew (Zur Theorie der blütenbildenden Stoffe 1905) mit diesem Probleme beschäftigt und ist zu dem Resultate gelangt, daß eine gewisse Konzentration des Zuckers in der Pflanze die Anregung zur Blütenbildung gebe, und daß in gewissen Fällen ein Stickstoffentzug die Entstehung von Blüten befördere. Auch er hat sich gegen die Annahme spezieller blütenbildender Stoffe ausgesprochen (O. Loew, Stickstoffentziehung und Blütenbildung 1905).

[2]) Einfluß des Lichtes auf Gestaltung und Anlage der Blüte (1893).

[3]) l. c. S. 185. [4]) l. c. S. 190. [5]) l. c. S. 192.

Daß der Lichtgenuß von *Impatiens parviflora* bedeutend niederer ist als der von *Malva vulgaris* kann schon nach dem Augenschein nicht zweifelhaft sein.

Desgleichen ist von vornherein anzunehmen, daß der Lichtgenuß von *Malva vulgaris* zur Blütezeit höher liegt, als der von *Mimulus Tilingi*. Vöchtings Beobachtungen wäre ein höherer Wert zuzusprechen, wenn sie von messenden Versuchen über die zur Geltung gekommene Lichtstärke begleitet gewesen wären. Aber selbst ohne Vornahme von Lichtmessungen bilden seine Beobachtungen einen wertvollen experimentellen Beitrag zu unseren Erfahrungen, daß es nämlich Pflanzen gibt, welche zur Hervorbringung von Blüten größere Lichtstärken benötigen, als zum normalen Gedeihen der grünen Vegetationsorgane derselben Pflanze erforderlich ist.

Zu einem ähnlichen Resultate ist auch Klebs[1]) bei seinen mit *Ajuga reptans* unternommenen Kulturen gekommen. Damit die Spitze eines Ausläufers oder die Spitze einer Blattrosette dieser Pflanze in einen blühenden Sproß übergehe, ist es notwendig, sie sehr hell und sehr trocken zu halten. Bei den Helligkeiten, welche sich im Mai einstellen, kam es zu Blütenbildung, während bei geringeren Helligkeiten wohl die Vegetationsorgane aber keine Blütenanlagen sich bildeten. Aus diesen Versuchen geht also auch hervor, daß Pflanzen existieren, bei welchen selbst die Anlagen der Blüten größere Lichtintensitäten erfordern, als zur Entwicklung von Laubsprossen notwendig sind. Messungen der Lichtstärke, bei welcher die Anlage der Blüten anhebt, wären sehr lehrreich gewesen, sind aber von Klebs nicht ausgeführt worden.

Wie lassen sich die von Vöchting und Klebs angestellten Beobachtungen mit meinen in der Natur gewonnenen Erfahrungen und meinen Versuchen über den Lichtgenuß der Pflanzen in Einklang bringen? Daß man Pflanzen auch unterhalb des in der freien Natur beobachteten Minimums des Lichtgenusses[2]) kultivieren kann, haben meine mit *Lepidium sativum* durchgeführten Experimente gelehrt. Bei Ausschluß der Konkurrenz und sorgfältiger Pflege geht also bis zu einer bestimmten Grenze die Entwicklung der Vegetationsorgane der Pflanze auch bei einer mittleren Lichtstärke vor sich, welche unterhalb des Minimums des Lichtgenusses der betreffenden Pflanze gelegen ist. Zur Blütenbildung kommt es aber bei diesen Beleuchtungsverhältnissen in der Kultur nicht. Ich habe aber nachgewiesen, daß ausnahmsweise auch in der freien Natur unterhalb des Lichtgenuß-

[1]) Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen (1903).

[2]) Hier ist selbstverständlich von dem »normalen Lichtgenuß« die Rede, bei welchem die Pflanze nicht nur vegetiert, sondern auch blüht und fruchtet (s. oben S. 169).

minimums eine Pflanze bestandfähig bleibt, nämlich ihre Vegetationsorgane weiterbildet und erhält; z. B. *Hedera helix* oder *Geranium pratense*. Ich habe diese Form des Lichtempfanges, zum Unterschied vom (normalen) Lichtgenuß als anomalen Lichtgenuß bezeichnet.

Mimulus Tilingi und *Ajuga reptans* verhalten sich zweifellos so, wie ich es für *Lepidium sativum* feststellte und wie es im Experiment bei vielen anderen Gewächsen zu finden sein dürfte. Sie entwickelten sich blütenlos bei Lichtintensitäten, welche unterhalb des Minimums des normalen Lichtgenusses gelegen sind und da sie ihre Vegetationsorgane weiter entwickeln und diese sich erhalten, stehen sie unter jenen Lichtverhältnissen, welche dem anomalen Lichtgenuß entsprechen. Ob sich *Mimulus Tilingi* so verhält, wie ich es für *Geranium pratense* beschrieben habe, könnte nur in der Heimat dieser Pflanze festgestellt werden und ob *Ajuga reptans* gleich dem genannten *Geranium* im blütenlosen Zustande der Konkurrenz mit den auf gleichem Terrain auftretenden Pflanzen gewachsen ist, müßte bei uns im Freien geprüft werden. Wie es zu verstehen ist, daß die Pflanzen unter natürlichen Verhältnissen gewöhnlich innerhalb bestimmter Grenzen des Lichtgenusses bestandfähig sind, während sie bei Ausschluß der Konkurrenz und bei sorgfältiger Kultur zum mindesten ihre Vegetationsorgane auch unterhalb des Minimums des (normalen) Lichtgenusses auszubilden und zu erhalten vermögen, wird erst in einem später folgenden Abschnitt, in welchem eine physiologische Analyse des Lichtgenusses versucht werden wird, auseinandergesetzt werden.

In betreff der Verschiedenheit des Lichtgenusses der vegetierenden und der blühenden Pflanze sei hier auf jene Daten hingewiesen, welche im Abschnitte IV diesbezüglich bei *Hepatica triloba*, *Cynanchum Vincetoxicum*, *Convallaria multiflora*, *Sedum acre*, *Geranium pratense*, *Prenanthes purpurea*, *Colchicum autumnale* und *Taeniophyllum Zollingeri* angeführt wurden.

Die vorgeführten Daten dürften einigermaßen dazu beitragen, die in der freien Natur auftretenden Lichtverhältnisse im Entwicklungsgange der Pflanzen besser, als es bisher geschehen, zu überschauen.

Vegetieren und Blühen kann bei jenen Gewächsen unter gleichen Verhältnissen der Beleuchtung erfolgen, bei welchen die zum Blühen und Fruchten erforderlichen plastischen Stoffe unmittelbar den assimilierenden Laubblättern entnommen werden. Ein Beispiel bilden die Annuellen. Unterhalb des zur vollständigen Entwicklung der Pflanze erforderlichen Minimums des Lichtgenusses können solche Pflanzen vegetieren, aber nicht blühen und fruchten. Es gilt dies nicht nur für Annuelle, sondern, wie wir gesehen haben, auch für manches perennierende Gewächs

(z. B. für *Geranium pratense*). In diesen Fällen ist also zum Blühen und Fruchten eine größere Lichtstärke als zum Vegetieren erforderlich.

Bei allen jenen Pflanzen, bei welchen die Blüten sich auf Kosten vorgebildeter Reservestoffe aufbauen, ist ein Blühen auch im Finstern möglich. Sind bei solchen zum Treiben geeigneten Pflanzen die Blütenknospen schon angelegt, so kann bei ihnen das Blühen in der freien Natur auch bei niedereren Helligkeiten als das Vegetieren vor sich gehen. Tatsächlich kommen, wie wir gesehen haben, in der freien Natur Pflanzen vor, bei welchen die normale Entwicklung der Blüte bei geringerer Lichtstärke erfolgt, als zu ihrer Laubentwicklung erforderlich ist.

Es ist nur noch die Frage, inwieweit das Licht zur Anlage von Blüten beiträgt oder sich hierzu als nötig erweist.

In vielen Fällen ist ein starkes Licht zur Anlage von Blüten tatsächlich erforderlich, worüber oben Beispiele angeführt wurden. Andererseits gibt es aber Pflanzen, welche ihre Blütenknospen in tiefster Finsternis anlegen. Für chlorophyllose Phanerogamen wurde dies, wie oben bereits bemerkt wurde, von Goebel bewiesen. Aber aus den vorstehend mitgeteilten Beobachtungen geht auch hervor, daß nicht nur solche Pflanzen, deren Laub auf eine geringe Helligkeit angewiesen ist, wie z. B. *Asarum europaeum* und *Aspidistra elatior*, in sehr schwachem Lichte, vielleicht auch in vollkommener Finsternis, ihre Blüten anlegen, sondern auch Gewächse, deren Laub im hellsten Sonnenlichte normal fungiert, wie z. B. *Colchicum autumnale*.

In bezug auf alle jene Pflanzen, welche starkes Licht zur Anlage der Blüten benötigen, darf aber nicht übersehen werden, daß dieses Licht direkt doch nur den Vegetationsorganen zugute kommt, die Blüten aber in einer so starken Deckung durch umhüllende Organe angelegt und bis zu einer gewissen Grenze ausgebildet werden, daß das Licht sie selbst nur in sehr geschwächtem Grad erreicht und nur indirekt, hauptsächlich durch Einflußnahme auf die grünen Vegetationsorgane, und in den Blütenknospen selbst nur durch Umsatz in Wärme zur Geltung kommt.

Optima des Lichtgenusses.

Nach bisherigen Untersuchungen kann es als Regel angesehen werden, daß die ganze Entwicklung einer Pflanze mit Einschluß des Blühens und Fruchtens innerhalb bestimmter Grenzen der Lichtintensität vorsichgeht. Wir haben diese Grenzen als Minimum und Maximum des Lichtgenusses bezeichnet. Diese Kardinalpunkte des Lichtgenusses können für alle Phasen der Entwicklung dieselben

bleiben, namentlich rücksichtlich des relativen Lichtgenusses, oder sie können, wie wir soeben gesehen haben, für verschiedene Entwicklungsepochen (Belaubung, Blühen, Vegetieren) verschieden sein. Es war unsere Hauptaufgabe, diese Minima und Maxima für zahlreiche biologische Typen der verschiedensten Abteilungen des Gewächsreiches zahlenmäßig festzustellen.

Einer aufmerksamen Beobachtung kann es aber nicht entgehen, daß die einzelnen Pflanzen, beziehungsweise ein bestimmter Entwicklungszustand derselben, innerhalb dieser Beleuchtungsgrenzen sich nicht gleich verhält. Zweifellos besteht eine Lichtstärke, welche der Pflanze oder einem bestimmten Entwicklungszustand derselben am meisten zusagt, bei welchem sie am besten gedeiht, oder eine bestimmte Periode ihrer Entwicklung am besten durchmacht, mit einem Worte, es ist ihr auch ein bestimmtes Optimum des Lichtgenusses zuzuschreiben. Der Sinn dieses Optimums ist rücksichtlich des absoluten Lichtgenusses ein anderer als bezüglich des relativen. Im ersten Falle kann es sich nur um Mittel größter Lichtstärke (in bestimmter Maßeinheit ausgedrückt) handeln. Im letzten Falle aber ist nur der Anteil zu berücksichtigen, der von dem Gesamtlichte der Pflanze zugute kommt. Die Pflanze würde z. B. zwischen 1 und $\frac{1}{2\frac{1}{5}}$ des Gesamtlichtes sich voll entwickeln. Das Optimum bedeutet also hier einen zwischen 1 und $\frac{1}{2\frac{1}{5}}$ gelegenen Wert, nämlich jenen Anteil des Gesamtlichtes, bei welchem die Pflanze am besten gedeiht.

Begreiflicherweise ist es leichter, Minima und Maxima als Optima festzustellen, und das ist ja auch der Hauptgrund, weshalb in meinen Untersuchungen die beiden ersten Kardinalpunkte in den Vordergrund treten. Genauere Bestimmungen der Optima des Lichtgenusses bleiben späteren Untersuchungen vorbehalten, bei welchen zu ermitteln sein wird, welche (mittlere) Intensität beziehungsweise welcher Anteil des Gesamtlichtes einer Pflanze das üppigste Gedeihen sichert. Es wird sich dies gewöhnlich nicht durch den bloßen Augenschein ermitteln lassen, sondern es werden hierzu quantitative Bestimmungen erforderlich sein.

Einzelne Bestimmungen, die auf einem augenfälligen Verhalten der betreffenden Pflanzen bei bestimmten Lichtstärken beruhen, wurden allerdings von mir vorgenommen und oben bereits in Kürze mitgeteilt. Es seien dieselben, gewissermaßen als Vorarbeit späterer genauer Prüfungen nebst einigen aus den Beobachtungen abgeleiteten Schlüssen im nachfolgenden zusammengestellt.

Das Optimum des Lichtgenusses stellt sich nicht einfach als arithmetisches Mittel der Grenzwerte dar, ja man darf nicht einmal sagen, daß es innerhalb der Grenzwerte gelegen sein muß. So

wurde beim Studium des Lichtgenusses von *Geranium pratense* $L = 1 - \frac{1}{6}$ gefunden, aber auch bemerkt, daß das Optimum mit dem Maximum zusammenfällt. Gerade an den Orten freiester Exposition, wo die Pflanze nicht nur des gesamten diffusen, sondern auch des ganzen direkten Sonnenlichtes teilhaftig wird, fand ich die am reichsten entwickelten Stöcke. Dieselben waren nicht nur durch Blatt-, sondern auch durch Blütenreichtum ausgezeichnet und brachten auch am reichsten Früchte und Samen hervor.

Aber es verhalten sich nicht alle Pflanzen in dieser Weise. *Lepidium sativum*, welche Pflanze ich bei sehr verschiedenen Anteilen des Gesamtlichtes kultivierte, hatte ihr Optimum gewiß nicht bei $L = 1$, sondern tiefer, also unterhalb des Maximums. Denn in vollem Lichte, wenn die Pflanzen in Abständen von einander kultiviert werden, stellt sich kein so intensives Ergrünen als bei etwas abgeschwächtem Lichte ein. Bei Dichtsaat erfolgt allerdings auch im gesamten Tageslichte ein vollständiges Ergrünen, aber die einzelne Pflanze ist dann nicht mehr dem Lichtgenuß = 1 ausgesetzt, sondern infolge »Verschleierung« (s. oben S. 99) einem kleineren.

So weit es sich durch den Augenschein beurteilen ließ, wurde das Maximum der organischen Substanz nicht bei $L = 1$ sondern bei geringerem Lichtgenuß gefunden. Hingegen war das Keimprozent der zwischen $L = 1 - \frac{1}{10}$ erzogenen Samen das gleiche und stets ein gleich hohes.

Asplenium Nidus (Java). $L = \frac{1}{4} - \frac{1}{38}$; Optimum $= \frac{1}{8} - \frac{1}{14}$.
Taeniophyllum Zollingeri (Java). $L = \frac{1}{3} - \frac{1}{32}$; Optimum $= \frac{1}{7} - \frac{1}{9}$.
Geranium pratense. $L = 1 - \frac{1}{6}$; Optimum $= 1$.
Prenanthes purpurea. $L = \frac{1}{10} - \frac{1}{30}$; Optimum $= \frac{1}{18}$.
Sedum arce. $L = 1 - \frac{1}{21}$; Optimum $= 1$.

Bei manchen Flechten läßt sich unschwer ein bestes Gedeihen bei gewissen Helligkeiten nachweisen. So hält sich *Psora lucida* bei $1 - \frac{1}{30}$, gedeiht aber am besten bei $1 - \frac{1}{4}$. Ähnlich so verhalten sich die folgenden Flechten:

Endocarpum miniatum. $L = 1 - \frac{1}{24}$; Optimum $= \frac{1}{3} - \frac{1}{8}$.
Parmelia saxatilis. $L = \frac{1}{2} - \frac{1}{50}$; Optimum $= \frac{1}{8} - \frac{1}{17}$.
Pertusaria amara. $L = \frac{1}{3} - \frac{1}{50}$; Optimum $= \frac{1}{11} - \frac{1}{21}$.

Nach Zukal (s. oben S. 121) gedeiht die Mehrzahl unserer Flechten bei $\frac{1}{10} - \frac{1}{20}$ am besten. Es sind dies zumeist sog. Lichtflechten, deren Maximum des Lichtgenusses häufig $1 - \frac{1}{3}$ beträgt. —

Sechster Abschnitt.

Die Abhängigkeit des Lichtgenusses der Pflanze von der geographischen Breite und der Seehöhe ihres Standortes.

So wie die Pflanze nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen zur normalen Entwicklung kommt, so gedeiht sie, soweit sie auf das Licht angewiesen ist, nur innerhalb bestimmter Grenzen der Lichtintensität. Diese Abhängigkeit von der Lichtstärke wurde in früheren Abschnitten durch die Vorführung des relativen und absoluten Lichtgenusses zum Ausdruck gebracht. Es wurde bezüglich des absoluten Lichtgenusses hervorgehoben, daß der untere Grenzwert (Minimum des absoluten Lichtgenusses) einen anderen Sinn haben muß, als etwa das Temperaturminimum, indem ja jede lichtbedürftige Pflanze täglich der Finsternis ausgesetzt ist, also das Minimum stets Null sein müßte. Nach unserer Auffassung ist aber das absolute Minimum ein mittlerer Intensitätswert, welcher sich aus den beobachteten kleinsten Lichtintensitäten, unter welchen eine Pflanze eben noch fortzukommen imstande ist, ableitet, den wir als Bruchteil der höchsten (mittleren) Tagesintensität darstellen. Betrüge z. B. das (mittlere) Minimum des relativen Lichtgenusses $\frac{1}{8}$ und die mittlere Maximalintensität des Tages 0.952, so drücken wir das Minimum des absoluten Lichtgenusses durch die Zahl $0.952 : 8 = 0.119$ aus. In dieser Weise wurde in dem Abschnitt »Lichtgenuß« das Minimum des absoluten Lichtgenusses auch stets dargestellt.

Sowohl der relative als der absolute Lichtgenuß zeigt in der ganzen Vegetationsperiode an ein und demselben Orte der Erde bei den meisten Pflanzen eine bestimmte Konstanz, z. B. bei allen Holzgewächsen. Aber bei jenen Kräutern und Stauden, welche zu verschiedenen Zeiten in einer und derselben Vegetationsperiode wachsen, blühen und fruchten, läßt sich eine oft sehr beträchtliche Verschiedenheit des absoluten und relativen Lichtgenusses unschwer erkennen. Es wurde aber gezeigt, daß der relative Lichtgenuß von *Bellis perennis* vom April bis Juni sich in der Weise ändert, daß das Minimum

von $\frac{1}{2}$ bis auf $\frac{1}{52}$ fällt. Auch das absolute Lichtintensitätsminimum fällt in diese Zeitperiode, wie oben gleichfalls schon angegeben wurde. Auch *Taraxacum officinale* wurde auf seinen Lichtgenuß in der Zeit von April bis Mai geprüft, wobei sich ein analoges Resultat ergab. Zahlreiche andere Pflanzen, welche in bezug auf die Zeit des Wachsens, Blühens und Fruchtens sich ähnlich wie *Bellis* und *Taraxacum* verhalten, führten zu dem gleichen Resultate, welches man — soweit meine Beobachtungen reichen — uneingeschränkt in folgenden Satz zusammenfassen kann: Je wärmer die Jahreszeit ist, in welcher eine zu verschiedenen Zeiten innerhalb der Vegetationsperiode wachsende, blühende und fruchtende Pflanze ihre Entwicklung durchmacht, desto niedriger ist das Minimum ihres relativen und absoluten Lichtgenusses.

Es ergibt sich also eine Relation zwischen der Temperatur der Medien und dem Lichtgenuß einer bestimmten Pflanze, welche darauf hindeutet, daß ein Anteil des Lichtes, welcher ihr zustrahlt, für sie einen Wärmegewinn bedeutet, welcher desto größer ist, je kälter der Boden und die Luft, überhaupt die Medien sind, in denen die Pflanze ihre Organe ausbreitet.

Dies leitet auf den Gedanken, daß auch mit Zunahme der geographischen Breite und mit Steigung der Seehöhe des Standortes einer bestimmten Pflanze das im Lichtgenuß zum Ausdrucke gebrachte Lichtbedürfnis sich erhöhen müsse.

Mit dieser Frage habe ich mich jahrelang in den verschiedensten Zonen der Erde und in verschiedenen Höhenregionen dieser Zonen beschäftigt.

Ich will nun zunächst meine Untersuchungsresultate, soweit sie sich auf den Zusammenhang von **Lichtgenuß und geographischer Breite** beziehen, kurz und übersichtlich darlegen.

Der relative Lichtgenuß von *Betula verrucosa* beträgt bei uns (Niederöstereich) $1—\frac{1}{9}$. Mit dem Fortschreiten nach dem Norden steigt das Lichtgenußminimum. Es wird dies schon ohne Messung kenntlich, denn an den nordischen Verbreitungsgrenzen dieses Baumes (66° N.-B.) ist er selbst unter sonst günstigen Vegetationsbedingungen auffallend armlaubig. Nach Beobachtungen, welche ich in Drontheim anstellte, steigt das Minimum des Lichtgenusses bis auf $\frac{1}{6}$ ja sogar bis auf $\frac{1}{4}$.

Betula pubescens. Ich habe den Lichtgenuß dieses Baumes in Norwegen von Bergen bis Hammerfest verfolgt. Das Minimum steigt nordwärts von $\frac{1}{12}—\frac{1}{10}$ bis auf $\frac{1}{5}—\frac{1}{4}$.

Mit großer Aufmerksamkeit habe ich die Verhältnisse des Lichtgenusses von *Betula nana* in Norwegen, und zwar in Christiania, bei Tromsö und dann weiter nordwärts bis Adventbay (Spitzbergen) verfolgt.

Als relativer Lichtgenuß von *Betula nana* wurde für die Adventbay der Wert = 1, für den Trollfjord 1 bis $\frac{1}{1.4}$, für Tromsö 1 bis $\frac{1}{2.2}$, für Christiania 1 bis $\frac{1}{3.4}$ gefunden. Diese Werte wurden aber aus direkten Bestimmungen der Lichtstärke des gesamten Tageslichtes, beziehungsweise der Lichtstärke am Pflanzenstandorte abgeleitet. Die größte Lichtstärke, welche ich in der Adventbay ermittelte (am 10. August, 12^h30^m p. bei B_6S_4) betrug 0.564. Da hier der Lichtgenuß von *Betula nana* stets nahezu gleich 1 gefunden wurde, so beziffert dieser Wert auch gleichzeitig nahezu den damals beobachteten Lichtgenuß. Hingegen betrug die größte von mir in Tromsö beobachtete chemische Intensität des gesamten Tageslichtes (am 22. August, 1^h30^m p. bei B_0S_4) 0.588. Zu dieser Zeit empfing *Betula nana* eine Lichtstärke gleich 0.588, es sank aber hier der Lichtgenuß bereits auf 0.267. Einige Tage später beobachtete ich *Betula nana* im botanischen Garten von Christiania bei nahezu derselben Stärke des gesamten Tageslichtes, nämlich bei einem Maximum von 0.602. Die völlig frei exponierten Blätter des Strauches waren dieser Lichtstärke ausgesetzt, aber die Blätter desselben Strauches standen auch noch unter einem Lichtgenusse, welcher nur $\frac{1}{3.4}$ dieses Wertes ausmachte, nämlich bei einer Lichtstärke von 0.177.

Schon diese Beispiele lassen annehmen, daß auch die absolute Lichtstärke, bei welcher *Betula nana* noch gedeiht, mit der geographischen Breite wächst.

Alle anderen von mir ermittelten Werte über den absoluten Lichtgenuß von *Betula nana* haben gleichsinnige Resultate ergeben.

Die Einzelbeobachtungen lassen sich am übersichtlichsten zusammenfassen, wenn man den absoluten Lichtgenuß auf die größte Lichtstärke des Beobachtungsortes umrechnet, also auf die am 21. Juni mittags dort herrschende Lichtintensität, klaren Himmel vorausgesetzt. Die größte Lichtstärke von Adventbay, Tromsö und Christiania wurde direkt nicht ermittelt, aber aus den bisher vorliegenden Beobachtungen läßt sich dieselbe approximativ berechnen.

In nachstehender Tabelle sind die für den 21. Juni, 12^h m., approximativ berechneten Werte rücksichtlich der Orte Christiania, Tromsö und Adventbay zusammengestellt und wurden die Werte des Lichtgenusses von *Betula nana* beigesetzt.

	Lichtstärke am 21. Juni, 12^h m., bei klarem Himmel	Relativer Lichtgenuß	Absoluter Lichtgenuß bezogen auf die Mittagsintensitäten des 21. Juni
Christiania	1.150	$1-\frac{1}{3.4}$	1.150—0.338
Tromsö	0.850	$1-\frac{1}{2.2}$	0.850—0.386
Adventbay. . . .	0.750	$=1$	$=0.750$

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß *Betula nana* mit zunehmender geographischer Breite bei freier Exposition einer verminderten maximalen Lichtstärke ausgesetzt ist; daß aber — und dies scheint mir das Entscheidende rücksichtlich der Beziehungen der Pflanze zum Lichte — die zur Existenz der Pflanze erforderliche Lichtstärke desto mehr zunimmt, je mehr sich die Pflanze ihrer polaren Grenze nähert. *Betula nana* benötigt zu ihrer Existenz an der polaren Grenze ihres Verbreitungsbezirkes nahezu das ganze Licht des Standortes; an südlicheren Standorten empfängt sie eine über das zu ihrer Existenz erforderliche Minimum hinausgehende Lichtmenge, welche — wahrscheinlich nur bis zu einer bestimmten Grenze — zum Gedeihen der Pflanze beiträgt, was sich in reichlicher Verzweigung und stärkerer Belaubung ausdrückt.

Aus den angeführten Zahlenwerten ergibt sich aber noch eine andere, wie mir scheint, in pflanzengeographischer Beziehung nicht unwichtige Folgerung. Es steigt nämlich der für die Existenz der Pflanze erforderliche untere Grenzwert des Lichtgenusses gegen die Nordgrenze des Verbreitungsbezirkes nicht langsam und allmählich, sondern rapid.

Beachtet man nämlich die zur Existenz von *Betula nana* erforderliche Lichtstärke (unterer Grenzwert des Lichtgenusses), so sieht man, daß dieselbe für Christiania (59° 55′ N. B.; größte Mittagssonnenhöhe 53° 32′) 0.338 beträgt. In Tromsö (69° 38′ N. B.; größte Mittagssonnenhöhe 43° 49′) steigt dieser untere Grenzwert bloß auf 0.336. Aber in der Adventbay (78° 12′ N. B.; größte Mittagssonnenhöhe 35° 15′), wo es rücksichtlich *Betula nana* keinen unteren Grenzwert des Lichtgenusses mehr gibt, die Pflanze also keine Einschränkung des Lichtgenusses verträgt und sie an der nördlichen Grenze ihrer Verbreitung angelangt ist, steigt die zur Existenz der Pflanze erforderliche Lichtstärke im Vergleiche zu dem nur etwa 9° südlicher gelegenen Tromsö bereits nahezu auf das Doppelte, nämlich auf beiläufig 0.75.

Gegen die nördliche Verbreitungsgrenze der Holzgewächse zu steigen also die höchsten Minima des Lichtgenusses, d. i. die zur Existenz der Baumart erforderlichen, nicht weiter unterschreitbaren Lichtstärken rapid, woraus zu ersehen ist, welchen Kampf die Pflanze an ihrer nördlichsten Verbreitungsgrenze zu führen hat. Sebst eine kleine Einschränkung des Lichtgenusses wird ihr hier gefährlich, während derselben Pflanze, weiter südlich, besonders bei günstiger Gestaltung der sonstigen Vegetationsbedingungen, ein weiter Spielraum des Lichtgenusses gegönnt ist.

Die hochnordische Holzpflanze ist, so dürfen wir nach unseren

bisherigen Beobachtungen annehmen, an der äußersten (nordischen) Grenze ihrer Verbreitungsbezirke einem Lichtgenusse ausgesetzt, welcher keine weitere Unterschreitung zuläßt. Sie empfängt daselbst gerade jene Lichtmenge, welche eben noch mit ihrer Existenz verträglich ist; es ist dies eben die größte Lichtmenge, welche der Standort bei freier Exposition zu bieten vermag, d. i. das gesamte Himmelslicht.

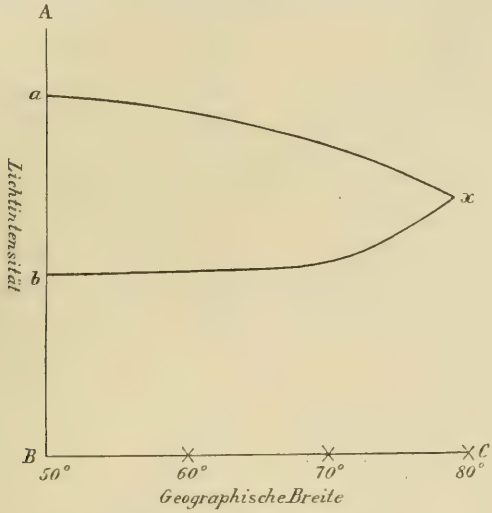

Fig. 22. Schematische Darstellung der Änderung des Lichtgenusses mit der geographischen Breite. *AB* Lichtintensität. *BC* geographische Breite. *ax* Gang der Lichtintensität, zugleich Maximum des Lichtgenusses für ein Gewächs, dessen relatives Maximum = 1 ist. *bx* Minimum des Lichtgenusses desselben Gewächses, *x* der Punkt, an welchem das Maximum des Lichtgenusses mit dem Minimum des Lichtgenusses zusammenfällt. Bei *x* arktische Grenze des Vorkommens der betreffenden Pflanze.

Indem bei *Betula nana* Maximum und Minimum des relativen und absoluten Lichtgenusses zusammenfallen, ist an dem betreffenden Erdpunkt die Grenze gegeben, über welche die Pflanze nicht weiter nordwärts vordringen kann. Die beistehende Figur wird die Verhältnisse noch besser zur Anschauung bringen.

Sehr lehrreich in bezug auf die Änderung des relativen und absoluten Lichtgenusses mit der geographischen Breite sind auch die Beobachtungen, welche ich in Norwegen und Schweden an *Sorbus aucuparia* angestellt habe. Über die Werte des absoluten Lichtgenusses dieses Baumes s. oben S. 156. Diese Werte liegen zwischen $1-\frac{1}{1.4}$ und $1-\frac{1}{2.1}$. Der nördlichste Standort von *Sorbus aucuparia* ist Hammerfest (70° 40′ N. B.). Der relative Lichtgenuß dieses in Hammerfest außerordentlich schwach verzweigten Holzgewächses beträgt dort $1-\frac{1}{1.4}$. Am hellsten Tage der Vegetationsperiode beträgt die maximale (chemische) Lichtintensität, welche dem Minimum ent-

spricht, 0.6. Aber schon in Tromsö (relativer Lichtgenuß $1-\frac{1}{8}$; gewöhnlich aber $1-\frac{1}{5}$) sinkt dieses Minimum plötzlich auf die Hälfte, ja im extremsten Falle auf ein Viertel dieses Wertes (0.15). Weiter südlich fallen die Minima dieses Baumes nur in geringem Grade. Beispielsweise beobachtete ich in Gothenburg einen Lichtgenuß von $1-\frac{1}{15}$, was ein Intensitätsmaximum von 0.09 entsprechen würde. In der Umgebung von Wien sinkt dieser Wert sogar auf 0.05.

Acer platanoides. Wien $1-\frac{1}{55}$. Hamar (Norwegen) $1-\frac{1}{37}$. Drontheim $1-\frac{1}{28}$. Tromsö $1-\frac{1}{5}$.

Poa annua. Anfangs März beträgt das Lichtgenußminimum dieser Pflanze in Wien $\frac{1}{3}$, zu derselben Zeit in Kairo im Mittel $\frac{1}{11}$. Zur Zeit, wenn in Wien derselbe mittägliche Sonnenstand erreicht ist wie in Kairo anfangs März, d. i. Mitte April, ist das Minimum des relativen Lichtgenusses dieses Grases $= \frac{1}{7}$. Es trifft also hier dieselbe Regel zu wie bei den angeführten Holzgewächsen, daß nämlich das Minimum des relativen Lichtgenusses mit Zunahme der geographischen Breite steigt. Diese Regel trifft auch bezüglich des absoluten Lichtgenusses zu. Denn wenn man den Wert $\frac{1}{3}$ für Wien auf Mittagsintensität berechtet, so erhält man den Wert 0.297; der Wert $\frac{1}{7}$ gibt für Wien die Zahl 0.157. Für Kairo aber erhält man für $\frac{1}{11}$ einen bedeutend kleineren Wert nämlich 0.075.

In analoger Weise verhält sich *Taraxacum officinale*, welche Pflanze im hohen Norden (Trollfjord 70° 20′ N. B.) nur bei völlig oder fast völlig freier Exposition vorkommt. Wie oben gezeigt wurde, fällt im Hochsommer bei uns das Minimum des relativen Lichtgenusses der Pflanze bis auf $\frac{1}{12}$. Während der ganzen Vegetationszeit weist *Taraxacum officinale* bei uns ein deutliches oder sogar ein stark ausgesprochenes Minimum auf, während im hohen Norden das Minimum viel höher liegt und im Trollfjord sogar Maximum und Minimum sehr nahe zusammenfallen. Es ist dies dieselbe Erscheinung, die wir bei der auf Spitzbergen beobachteten *Betula nana* kennen gelernt haben. *Taraxacum officinale* erreicht also in Trollfjord nahezu ihre nördliche Verbreitungsgrenze. Da sie an dem genannten Orte auch auf nicht ganz ebenen Boden sich findet, so ist daselbst, wie es scheint, noch nicht genau die Breite erreicht, welche der nördlichen Verbreitungsgrenze entspricht. Maximum und Minimum liegen indes hier schon so nahe beisammen, daß sie sich nach meiner Methode nicht mehr sicher auseinander halten lassen. Jedenfalls lehren aber die vorgeführten Beobachtungen, daß auch bei *Taraxacum officinale* der Lichtgenuß mit Zunahme der geographischen Breite wächst.

Aus allen hier vorgeführten und anderweitigen von mir angestellten Beobachtungen läßt sich das Gesetz ableiten, daß sowohl

der relative als der absolute Lichtgenuß einer Pflanze mit der Zunahme der geographischen Breite steigt.

Einzelne Abweichungen von diesem Gesetze habe ich allerdings beobachtet, die aber doch ihre Erklärung in Tatsachen finden, die wir bereits kennen gelernt haben. Wenn nämlich eine Pflanze unter besonders günstigen Lebensbedingungen sich entwickelt, so ist ihr Lichtgenußminimum niedriger, verglichen mit einer Pflanze derselben Gegend, welche unter minder guten Bedingungen sich entwickelt hat. Es wurden oben einige diesbezügliche Beispiele angeführt. So ist das Minimum des Lichtgenusses einer in bestem Gartenboden unter reichem Lichtzufluß kultivierten Buche niedriger als die eines normalen Waldbaumes derselben Gegend. Ich habe in Südtirol den Lichtgenuß der Birke (*Betula verrucosa*) nicht niedriger als in Niederösterreich gefunden, ja sogar hin und wieder höher. (Meran: $\frac{1}{5}$—$\frac{1}{6}$[1]).

Beeinflussung des Lichtgenusses durch die Seehöhe. Die ersten Beobachtungen über diese Beziehung habe ich an *Corydalis cava* angestellt. Es fiel mir auf, daß in Niederösterreich, z. B. in der weiteren Umgebung von Wien, diese Pflanze, sei es auf hügeligem oder ebenem Terrain, zumeist in Auen und Laubwäldern, also auf gedecktem Standort vorkommt, während sie in der subalpinen Region in fast freier Exposition auftritt und eine Einschränkung ihres Lichtgenusses nur infolge von Bodenerhebungen erfährt.

Diese Wahrnehmung hat mich bestimmt, den Lichtgenuß von *Corydalis cava* genauer zu ermitteln. Es ergab sich, daß der relative Lichtgenuß dieser Pflanze in der Umgebung von Wien (170 m) $\frac{1}{1.8}$—$\frac{1}{4}$ beträgt und sich gewöhnlich zwischen $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{3}$ bewegt. Ich beobachtete diese Pflanze auch in Hohenberg in Niederösterreich auf Standorten, welche eine Seehöhe von etwa 500 m hatte. Ich traf sie dort nur auf ungedecktem Boden, auf welchem das Tageslicht aber infolge der Bodengestalt etwa auf $\frac{1}{1.2}$ bis $\frac{1}{1.3}$ reduziert war. Diese Werte entsprechen nun dem relativen Lichtgenuß dieser Pflanze auf dem genannten Standorte. Berechne ich die beiden Minima ($\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{1.3}$) auf Mittagsintensitäten und unbedeckten Himmel, so bekomme ich die Werte 0.17 und 0.38, woraus sich ergibt, daß auch der absolute Lichtgenuß der Pflanze mit der Seehöhe eine Zunahme erfährt.

Bei Hohenberg habe ich *Anemone nemorosa* fast frei exponiert gefunden, während sie in der Umgebung von Wien nur im Laubwalde

---

[1]) Es ist dies ein Abweichen von dem oben angeführten Gesetze, welches seine Erklärung wahrscheinlich in dem Umstande findet, daß weit südlich von dem Verbreitungszentrum dieser Art infolge ungünstiger Lebensverhältnisse eine starke Zweigreduktion eintritt, welche das hohe Minimum zur Folge hat. S. hierüber Wiesner, Lichtgenuß im arktischen Gebiete (1900) S. 424—425, und S. 436.

oder in Auen vorkommt, zu einer Zeit, in welcher sogar noch das Unterholz unbelaubt ist. Aber die Lichtreduktion ist selbst unter diesen Verhältnissen eine beträchtliche, wie oben schon auseinandergesetzt wurde. Es ergab sich für Wien $L = \frac{1}{2.5} - \frac{1}{5}$; am üppigsten fand ich sie bei $L = \frac{1}{3.8}$[1]). In Hohenberg fand ich sie fast konstant bei $L = \frac{1}{1.3}$, selten bei einer bis $\frac{1}{2}$ reichenden Verminderung des Lichtes. Es kann also auch bezüglich dieser Pflanze nicht bezweifelt werden, daß ihr relativer und absoluter Lichtgenuß mit der Seehöhe zunimmt.

Als ich diese auf *Corydalis cava* und *Anemone nemorosa* bezugnehmenden oben angeführten Daten Herrn Prof. K. Fritsch gelegentlich mitteilte, bemerkte er, daß nach Beobachtungen die er in der näheren und weiteren Umgebung von Salzburg anstellte, auch andere in die subalpine Region aufsteigende Pflanzen, z. B. *Scilla bifolia* in der Höhe freier exponiert sind als in der Ebene.

Auf Grund dieser und anderer ähnlicher in Seehöhen bis zu 2000 m angestellter Beobachtungen habe ich mir die Ansicht gebildet, daß auch mit Zunahme der Seehöhe der Lichtgenuß einer und derselben Pflanzenart zunehme, was ich ja in früheren Publikationen auch ausgesprochen habe. Allein meine Studien über diffuses und direktes Sonnenlicht haben in mir später Zweifel geweckt, ob diese von mir für nur verhältnismäßig geringe Seehöhen ermittelten Relationen auch für größere Erhebungen über das Meer Geltung haben, da, wie wir oben gesehen haben, das Verhältnis der Menge von diffusem Tages- und direktem Sonnenlichte mit Zunahme der Seehöhe sich ändert.

Ich faßte deshalb den Plan, die Frage über den Zusammenhang von Seehöhe und Lichtgenuß der Pflanzen in einem für die erforderlichen Untersuchungen möglichst passenden Gebiete auszuführen. Nach reiflicher Überlegung entschied ich mich für das Yellowstonegebiet in Nordamerika. Ich hatte dort ein Profil vor mir, welches aus dem Missouritale zum Unterlauf und sodann zum Oberlauf des Yellowstone River aufsteigt und sich zu baumbedeckten Höhen von mehr als 3000 m erhebt. Dieses Profil wurde auch deshalb von mir gewählt, weil es sich trotz großer Ausdehnung in ostwestlicher Richtung erstreckt, also der durch die geographische Breite gegebene Unterschied im Lichtgenuß meine Beobachtungen nicht stören konnte.

Die nachfolgend mitgeteilten Beobachtungen wurden im August und in der ersten Hälfte des September 1904 ausgeführt[2]).

---

[1]) Im Mai d. J. hielt ich mich in Schweden auf. Ich sah dort *Anemone nemorosa* sehr häufig, sowohl in der Umgebung von Stockholm als von Upsala, aber fast immer in völlig freier Exposition ($L = 1$). Das Optimum des Lichtgenusses liegt hier also höher als in Wien, entsprechend dem oben (S. 199) auf Breite bezugnehmenden Temperaturgesetz.

[2]) Lichtgenuß im Yellowstonegebiete (1905).

Nach einigen Lichtgenußstudien, welche ich in der Nähe der Niagarafälle, ferner in Chicago und in St. Paul anstellte, ging die Reise nach Bismarck (North Dakota, am Missouri gelegen), dem eigentlichen Ausgangspunkte des zu studierenden Profils. Weitere Punkte des Profils waren Billings, Livingstone und Gardiner (alle drei in Montana am Yellowstone River, der letzgenannte Ort am Einfluß des Gardiner in den Yellowstone River gelegen). Gardiner liegt schon knapp am Eingange in den National Park, woselbst die Hauptbeobachtungspunkte waren: Mammoth Hot Springs, Cañon, Lake, Thumb bay, Old Faithful und Fountain. Von Mammoth Hot Springs wurden zu vergleichenden Beobachtungen Mt. Evarts (2710 m) und Sepulchre Mountain (2895 m) vom Cañon Hotel aus Mt. Wahsburne (3150 m) bestiegen. Die Beobachtungen auf allen größeren Höhen wurden von meinem Begleiter, Herrn v. Portheim, ausgeführt.

Das Profil, welchem unsere Beobachtungen folgten, ist durch folgende Höhen charakterisiert.

	Seehöhe
Bismarck	515 m
Billings	950 »
Livingstone	1367 »
Cinnabar bis Gardiner . . zirka	1600 »
Mammoth Hot Springs . . .	1946 »
Cañon	2350 »
Lake	2360 »
Fountain	2210 »

Die Rückreise ging über Salt Lake City (1290 m) und Colorado Springs (1851 m), von wo aus zum Zwecke von Lichtmessungen und Vegetationsbeobachtungen mein Begleiter, L. v. Portheim, den Pikes Peak (4310 m) besuchte, um noch einzelne ergänzende Beobachtungen anzustellen, während ich in der Höhe von Colorado Springs einige Lichtgenußbestimmungen vornahm.

1. Krautartige und staudenartige Gewächse.

Hordeum jubatum. Diese höchst charakteristische, insbesondere wegen ihrer überaus zart begrannten Fruchtähren leicht erkennbare Grasart ist in Nordamerika sehr verbreitet, kommt nach Ledebour auch in Asien (Sibirien) vor und wurde im verwilderten Zustande auch in Nord- und Süddeutschland und sonst auch noch in einigen Gegenden Mitteleuropas gefunden[1]).

[1]) Die Belege für die geographische Verbreitung dieser und der nachfolgend angeführten nordamerikanischen Pflanzen sind in meiner Abhandlung über den Lichtgenuß der Pflanzen des Yellowstonegebietes (1905) zu finden.

Ich habe diese Pflanze schon von Chicago aus verfolgt. Ich beobachtete sie daselbst, später in St. Paul, hierauf in Livingstone und Mammoth Hot Springs, sodann am Wege nach dem Cañon (8168 a. F.), in der Umgebung von Colorado Springs. Auch auf der Rückreise habe ich in verschiedenen Orten des Staates Colorado, so in Monument (6874 a. F.) und Palmer Lake (7237 a. F.) dieses Gras gefunden.

In der Regel tritt *Hordeum jubatum* auf trockenem Boden auf; nur um Mammoth Hot Springs sah ich die Pflanze auch auf feuchtem bis nassem Grunde. In diesen beiden Fällen erscheint der Habitus geändert, auf feuchtem Grunde, an Bachufern in hoch aufgeschossenen schönen Exemplaren mit verlängerter Ähre, auf nassem Boden kurz mit relativ sehr kleinen Ähren.

Überall, auch dort, wo die Pflanze auf feuchtem oder nassem Grunde wächst, ist sie in der Regel völlig frei exponiert. Der Lichtgenuß erreicht also das mögliche Maximum (L = 1). An den verschiedenen Orten sind aber die Minima verschieden. Doch konnte ich diese Minima nur bezüglich jener Pflanzen genau ermitteln, welche auf trockenem Boden auftreten, also nur bei der gewöhnlichen Form, da ich nur diese Pflanzen bei verschiedener Beschattung beobachten konnte. Die auf feuchtem und nassem Boden auftretenden Pflanzen sah ich nur auf freien Standorten und kann also nicht angeben, welche Minima des Lichtgenusses diese Formen faktisch besitzen.

Zahlreiche von mir angeführte Messungen ergaben für diese Pflanze folgende Minima des relativen Lichtgenusses:

	Seehöhe	
Chicago	180 m	$\frac{1}{9}$
St. Paul	220 „	$\frac{1}{9}$—$\frac{1}{8}$
Bismarck	515 „	$\frac{1}{6}$
Billings	950 „	$\frac{1}{6}$
Livingstone	1346 „	$\frac{1}{5.5}$
Mammoth Hot Springs	1946 „	$\frac{1}{5}$
Cañon	2491 „	$\frac{1}{5}$
Collorado Springs	1851 „	$\frac{1}{5}$
Palmer Lake	2205 „	$\frac{1}{5}$

Es wurde also von 180 bis zirka 2000 m Seehöhe eine schwache Steigerung des relativen Lichtgenusses wahrgenommen. Bei weiterer Erhebung des Bodens blieb dieses Minimum konstant.

Aus dieser Beobachtung geht hervor, daß das Minimum des relativen Lichtgenusses von *Hordeum jubatum* mit der Seehöhe steigt und von einer bestimmten Höhe an einen

stationären Wert erlangt, d. h. die Pflanze nimmt von einer bestimmten Seehöhe an einen konstanten Bruchteil des gesamten Tageslichtes für sich in Anspruch.

Dieses Konstantwerden des relativen Lichtgenußminimums habe ich vorher nicht zu beobachten Gelegenheit gefunden, weder bei (mitteleuropäischen) alpinen Pflanzen noch an der arktischen Vegetationsgrenze. Vielmehr beobachtete ich dort ein kontinuierliches Wachsen des Lichtgenußminimums, also sowohl mit der Zunahme der Seehöhe als mit der Zunahme der geographischen Breite.

Es ist nun die Frage, wie sich das Minimum des absoluten Lichtgenusses dieser Pflanze mit Zunahme der Seehöhe verhält. Es ist dabei zu beachten, daß mit der Zunahme der Seehöhe die Lichtintensität wächst. Es läßt sich deshalb aus den für den relativen Lichtgenuß ermittelten Verhältniszahlen (Minimum am Standort im Vergleich zur Intensität des gesamten Tageslichtes) bezüglich des absoluten Minimums nichts ableiten. Es ist vielmehr erforderlich, die für das Minimum beobachtete Lichtstärke, im Bunsen-Roscoeschen Maße ausgedrückt, für verschiedene Seehöhen in Vergleich zu ziehen.

Nun entspricht der konstante Wert des relativen Lichtgenusses ($= \frac{1}{5}$) auf Mittagsintensitäten und auf gleiche Himmelsbedeckung bezogen in Bunsen-Roscoeschem Maße ausgedrückt

in Livingstone	0.106
„ Mammoth Hot Springs . .	0.110
„ Cañon	0.116

(für Colorado Springs und Palmer Lake fehlen die erforderlichen Lichtmessungen), woraus sich ergibt, daß das Minimum des absoluten Lichtgenusses bei *Hordeum jubatum* bis hinauf zu den höchsten beobachteten Standorten fortwährend steigt.

Lepidium virginicum. Diese Kruzifere ist, abgesehen von der pazifischen Küste in den Vereinigten Staaten von Nordamerika allgemein verbreitet. Als Ruderalpflanze ist sie vielfach eingeschleppt, so in ganz Britisch-Nordamerika, in Zentralamerika und Südamerika, und wurde als Schuttpflanze auch in England, Deutschland und Österreich beobachtet.

Ich habe diese Pflanze zuerst in Chicago, dann in St. Paul beobachtet und konnte sie über Bismarck, Billings, Livingstone in den Yellowstone National Park bis auf eine Höhe von 2491 m (Cañon, Nähe des Hôtels) verfolgen, wo sie, der Sonne völlig preisgegeben, einen eigentümlichen, weiter unten zu besprechenden Habitus annahm.

Die Regel ist ein maximaler Lichtgenuß = 1; aber sie kommt auch an teilweise beschatteten Orten, selbst am Waldrande vor.

Letzteres beobachtete ich in Livingstone, wo sie und einige andere Ruderalpflanzen (z. B. *Iva xanthifolia*, *Aster* sp. usw.) am äußersten Waldrande mit typischen Waldbodengewächsen um Licht und Boden kämpft.

Das von mir in Chicago beobachtete Lichtgenußminimum dieser Pflanze betrug $\frac{1}{8}$, in St. Paul $\frac{1}{7.5}$, in Bismarck $\frac{1}{7}$, in Billings $\frac{1}{6.5}$, im Yellowstonepark von Mammoth Hot Springs bis hinauf zum Cañon $\frac{1}{6}$.

Am Waldrande bei Livingstone, wo diese gewöhnlich auf trockenem unbewaldetem Boden oder als Ruderalpflanze auftretende Pflanze unter anderen Lebensbedingungen als sonst erscheint, war ihr Lichtgenußminimum merkwürdigerweise höher als auf den genannten tieferen und höheren Standorten. Meine Aufzeichnungen ergaben als Minimum $\frac{1}{5.2}$, doch wurden viel häufiger daselbst Werte gefunden, welche zwischen $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{4}$ variierten. Es sind also hier am Waldrande die höchsten Minima beobachtet worden, was, wie ich glaube, darin seinen Grund hat, daß diese Pflanze hier wohl die für sie erforderlichen Lebensbedingungen findet, aber in der Konkurrenz mit anderen, dem Boden besser angepaßten Gewächsen nur bei einer relativ starken Tagesbeleuchtung bis zur Fruchtreife sich weiterentwickeln kann.

Auf großer Seehöhe, schon in der Nähe des Cañon-Hôtels, im vollen Sonnenschein wachsend, nimmt *Lepidium virginicum* einen Habitus an, den ich in tiefen Lagen bei dieser Pflanze nirgends beobachtet habe. Die sonst aufgerichteten Stengel wachsen horizontal weiter, ähnlich so wie sich bei uns die Stengel anderer Gewächse (z. B. *Hordeum murinum*) auf freien sonnigen Standorten orientieren. Diese höchst auffallende Erscheinung ist bisher auf ihre Ursache nicht zurückgeführt worden, scheint aber stets als eine Folge sehr starker direkter Besonnung.

Lepidium virginicum verhält sich rücksichtlich seines Lichtgenusses, abgesehen von dem Vorkommen am Waldrande genau so wie *Hordeum jubatum*. Das Minimum des absoluten Lichtgenusses nimmt mit der Seehöhe zu, aber der relative Lichtgenuß wächst nur bis zu einer bestimmten Grenze und wird dann stationär.

Grindelia squarrosa. Diese Komposite, von Pursh als *Donia squarrosa* beschrieben, ist in Nordamerika, namentlich im Westen, verbreitet. Südlich reicht sie bis Colorado, Texas und Mexiko, östlich bis Minnesota und Nebrasca.

Ich fand diese Pflanze allenthalben von Bismarck an bis Mammoth Hot Springs. Diese Komposite ist sehr auffallend und mit einer anderen nicht zu verwechseln; schon durch den stark klebrigen, aus stark epinastischen Blättchen zusammengesetzten Hüllkelch unter-

scheidet sie sich von allen auf gleichem Standort vorkommenden Kopfblütlern, zudem tritt sie massenhaft auf, wächst an den Häusern, auf allen unbebauten, nicht zu schattigen Plätzen, so daß man sich nicht wundern darf, in ihr eine der Bevölkerung wohlbekannte Pflanze zu finden. In Billings sowohl als in Livingstone wurde auf mehrfaches Befragen diese Pflanze stets »Rose weed« genannt. In floristischen Werken wird sie gewöhnlich »Broad leaved Gum-plant« genannt.

Ich habe den Lichtverhältnissen dieser Pflanze eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

Sehr häufig tritt sie in völlig freier Exposition auf, also dem maximalen Lichtgenuß des Standortes (L = 1) ausgesetzt. Die Minima des Lichtgenusses fand ich in verschiedenen Höhenregionen verschieden. Die Bestimmung wurde mit größter Aufmerksamkeit durchgeführt und aus zahlreichen Beobachtungen das Minimum abgeleitet. In Bismarck ging die Pflanze in den Schatten bis auf $\frac{1}{10.0}$, in Billings bis auf $\frac{1}{8.2}$, in Livingstone bis auf $\frac{1}{7.7}$, in Mammoth Hot Springs $\frac{1}{7.4}$. Es zeigt sich also im allgemeinen eine Zunahme des relativen Lichtgenußminimums mit der Zunahme der Seehöhe. Doch scheint es mir keine Zufälligkeit zu sein, daß in größeren Höhen die Zunahme eine geringere ist als auf tiefer gelegenen Standorten. Ein Konstantwerden des relativen Lichtgenusses konnte bei dieser Pflanze nicht festgestellt werden.

Die zuletzt angeführte Tatsache läßt sich zahlenmäßig noch besser veranschaulichen, wenn man die Differenzen der Minima des absoluten Lichtgenusses von einem zum nächsten Standort berechnet.

Von Bismarck bis Billings beträgt diese Differenz	0.020
„ Billings bis Livingstone	0.010
„ Livingstone bis Mammoth Hot Springs . .	0.005

Aus diesen Differenzen ergibt sich auch, daß eine direkte Proportionalität zwischen der Zunahme der Seehöhe und dem Minimum des Lichtgenusses nicht zu bestehen scheint.

Mit mathematischer Genauigkeit wird sich die Änderung des minimalen Lichtgenusses wohl nicht ermitteln lassen, wenigstens nicht aus den von mir gemachten Beobachtungen. Wohl darf man aber nach den vorliegenden Beobachtungen annehmen, daß die Abnahme der Minimumwerte ihren Grund hat in der mit der Höhe zunehmenden Intensität des direkten Sonnenlichtes und mit der abnehmenden Intensität des diffusen Tageslichtes.

Sehr bemerkenswert erscheint es mir, daß in keinem Falle die freie Exposition, also der maximale Lichtgenuß sich als günstigste

Beleuchtung erwies, vielmehr bei etwas eingeschränkterem Lichtgenuß die Pflanze am üppigsten gedeiht, was nicht nur in der volleren Entwicklung der Vegetationsorgane, sondern auch in der Größe und Üppigkeit der Blütenköpfe zum Ausdrucke kam. In Bismarck betrug der optimale Lichtgenuß $\frac{1}{2}$ und er erhöht sich mit zunehmender Seehöhe sichtlich um eine Spur; allein mir scheint die Methode nicht scharf genug, um die sich ergebenden Differenzen mit Genauigkeit bestimmen zu können. Die Werte der Optima betrugen in den höheren Regionen nach meinen Messungen $\frac{1}{1.8} — \frac{1}{1.9}$.

Weiter habe ich bei derselben Pflanze beobachtet, daß eine sichtliche Verkümmerung je nach der Seehöhe bei verschiedenen Werten des Lichtgenusses sich einzustellen scheint, doch ist mit Bezug auf die Höhenorte, an welchen die Beobachtungen erfolgten, die Methode gleichfalls nicht fein genug, als daß sich die betreffenden Werte mit Genauigkeit hätten feststellen lassen. Es wurden zahlreiche Beobachtungen angestellt, welche ergaben, daß in Bismarck die Verkümmerung schon bei etwa $L = \frac{1}{4}$ sich einstellte, während an den anderen Beobachtungspunkten die korrespondierenden Werte etwa zwischen $L = \frac{1}{4} — \frac{1}{3}$ schwankten.

Die bezüglich *Lepidium virginicum* hier mitgeteilten Lichtgenußwerte beziehen sich durchaus auf relativen Lichtgenuß. Berechnet man den absoluten Lichtgenuß aus den an den vier Orten beobachteten Mittagsintensitäten, so ergibt sich dieselbe Regel, welche für den absoluten Lichtgenuß der beiden früher besprochenen Pflanzen abgeleitet wurde.

Artemisia tridentata. Es ist dies ein in riesigen Mengen auftretender Strauch, als »Sage brush« oder »Sage wood« bekannt, obwohl mit diesen Namen auch andere strauchartige Artemisien bezeichnet werden.

Ich habe diese Pflanze reichlich in Montana, wo sie ungeheure Landstrecken bedeckt, ferner in Colorado zu beobachten Gelegenheit gehabt. Unter den von mir geprüften Gewächsen war dieses das lichtbedürftigste. Ich fand es fast nur in völlig freier Exposition, dem maximalen Lichtgenuß (= 1) ausgesetzt. Auf der Höhe vom Mammoth Hot Springs wurde allerdings eine kleine Lichteinschränkung beobachtet ($1 — \frac{1}{1.4}$ oder höchstens $1 — \frac{1}{1.3}$). In der Höhe von Cañon beobachtete ich diese Pflanze schon mit verkümmerten Blüten. Im lichten Schatten von *Pinus Murrayana*, bei $L = \frac{1}{2}$ war sie völlig blütenlos.

Ähnlich so wie diese Pflanze verhält sich die nahverwandte *Artemisia gnaphalodes*, welche ich im weiteren Umkreis von Billings und Livingstone beobachtete. In Billings fand ich ihren Lichtgenuß

konstant = 1, in Livingstone beobachtete ich blütenlose Exemplare im lichten Schatten von *Populus accuminata* (L = $\frac{1}{9}$).

Ich habe diese Komposite Ende August und Anfangs September in der Umgebung des Cañon auf einer Seehöhe von beiläufig 8000 a. F. beobachtet. Sie stand in der Regel frei exponiert oder ging in den Schatten bis $\frac{1}{4}$. Nur bis $\frac{1}{3}$ fand ich sie normal. Bei $\frac{1}{4}$ erschien sie schon etwas verkümmert. Einige Tage später fand ich diese Pflanze auch am Yellowstone Lake, etwa 1000 a. F. tiefer. Sie trat hier in stattlicheren Exemplaren als am Cañon auf. Der relative Lichtgenuß wurde aber trotz der beträchtlich tieferen Lage genau so wie auf dem hohen Standort gefunden. Die Lichtgenußverhältnisse sind also ähnliche, wie bei *Hordeum jubatum* und einigen anderen oben genannten Pflanzen, bei welchen trotz bedeutender Höhendifferenz von einer bestimmten Höhe angefangen der relative Lichtgenuß konstant bleibt. Da aber mit der Seehöhe die Lichtintensität zunimmt, so ist zu ersehen, daß in all diesen Fällen der absolute Lichtgenuß mit der Seehöhe zugenommmen hatte.

2. Holzgewächse.

Pinus Murrayana. Zahlreiche Beobachtungen haben gelehrt, daß nicht nur das Lichtgenußmaximum dieses Baumes = 1 ist, sondern daß dieser Wert auch dem Lichtgenußoptimum zu entsprechen scheint, da diese Föhrenart gerade bei freier Exposition am üppigsten gedeiht. Wie ungemein lichtbedürftig dieser Baum ist, sieht man an der Änderung seines Habitus bei ungleichseitiger Beleuchtung. Bei starkem Vorder- und schwachem Hinterlicht, häufig schon am Waldrande, bildet der Baum nur etwa die halbe Krone aus. Im geschlossenen Walde ist die Krone hoher Bäume nur deshalb so klein, weil das doch so starke Zenithlicht gegen die Tiefe der Krone zur Erhaltung des Lebens der Blätter unzureichend wird und das seitliche Licht daselbst gleichfalls nicht ausreicht, den Zweigen die zum Lebensunterhalte erforderliche Lichtmenge zuzuführen. All dies deutet schon auf ein sehr hohes Minimum hin.

Das Minimum ist in der Tat sehr hoch gelegen. Ich fand dasselbe immer in der Nähe von $\frac{1}{6}$. *Pinus Murrayana* gehört somit zu den lichtbedürftigsten Bäumen, die man kennt, und wird nach den bisher vorliegenden Untersuchungen in dieser Beziehung unter den Koniferen nur von der Lärche (*Larix decidua*) übertroffen.

Der angeführte Näherungswert des Minimums bezieht sich auf relativen Lichtgenuß, d. h. zum Gedeihen dieses Baumes ist beiläufig der sechste Teil des gesamten Himmelslichtes erforderlich.

Sinkt die dem Baume sich darbietende Lichtstärke unter $\frac{1}{6}$ des Tageslichtes, so kann er nicht mehr gedeihen; wo im Bereiche des Waldes die Lichtstärke unter diesen Wert sinkt, muß die Krone absterben oder kann sich nicht weiter entwickeln.

Es ist mir an diesem Baum aufgefallen, daß an großen freistehenden Bäumen die Minima niedriger gelegen sind als an kleinen im Waldschlusse auftretenden Individuen. Es sinken da die Minima bis auf $\frac{1}{8}$, ja selbst bis auf $\frac{1}{10}$. Ich habe die gleiche Erfahrung bezüglich anderer Baumarten z. B. der Buche und Vogelbeere schon früher mehrmals hervorgehoben und zu erklären versucht.

Ziehe ich aber die kleinsten Werte in Betracht, welche ich für das Minimum erhalten habe, so finde ich, daß die Minima des relativen Lichtgenusses auf größeren Seehöhen nicht mehr zunehmen, vielmehr entweder konstant bleiben oder sogar abnehmen.

Was zunächst das Konstantwerden des Minimums des relativen Lichtgenusses bei steigender Seehöhe anlangt, so lehrt eben diese Beobachtung, daß der absolute Lichtgenuß mit der Seehöhe dennoch zunehmen muß, da ja die Lichtstärke mit der Seehöhe zunimmt.

Aber gerade auf den größten Höhen beobachtete ich, daß die relativen Minima etwas gesunken waren (von $\frac{1}{6}$ bei 6400 Fuß auf $\frac{1}{6.4}$ ja sogar auf $\frac{1}{6.9}$ 8500 Fuß). Als ich den Lichtgenuß im absoluten Maße ausdrückte, ergab sich, daß die Lichtintensitätswerte (auf mittägliche Lichtstärke ferner auf S_4 und B_0 bezogen) trotz sinkender relativer Lichtintensität nahezu konstant geblieben waren, nämlich dem Werte 0.255 sich näherten.

Aus dieser Beobachtung folgt, daß das Minimum des **relativen** Lichtgenusses von *Pinus Murrayana* mit der Seehöhe — innerhalb der Region des normalen Gedeihens dieses Baumes — nicht steigt, vielmehr entweder konstant bleibt oder sogar etwas sinkt, daß aber das Minimum des **absoluten** Lichtgenusses mit zunehmender Seehöhe einem konstanten Werte sich nähert.

Dieses Resultat scheint mir sehr bemerkenswert, weil es zeigt, daß bei dem Aufstieg eines Holzgewächses in höhere Regionen doch nicht genau dieselben Änderungen des Lichtgenusses sich einstellen, wie bei dem Vorrücken eines Gewächses gegen die Pole zu. Nach den früher von mir veröffentlichten Beobachtungen nimmt sowohl der relative als auch der absolute Lichtgenuß eines Holzgewächses mit der Zunahme der geographischen Breite des Standortes zu, während bei *Pinus Murrayana* der absolute Lichtgenuß in größeren Höhen immer mehr und mehr einem konstanten Werte sich nähert. Die

Wahrnehmung, daß auf großen Seehöhen die Minima des relativen Lichtgenusses kleiner werden, lehrt deutlich, daß *Pinus Murrayana* einen Teil des dargebotenen Lichtes, der von dem Baume sonst ausgewertet wird, sich nicht mehr zu nutze macht. Es steht dies, wie ich glaube, im Zusammenhang mit dem Habitus dieser Föhrenart, welcher ja danach angetan ist, das stärkste Licht abzuwehren.

Gerade die Studien über den Lichtgenuß von *Pinus Murrayana* geben gleich den oben für kraut- und staudenartige Gewächse mitgeteilten Daten einen Fingerzeig, wodurch die arktische Pflanze von der Höhenpflanze in bezug auf die Ausnützung des Lichtes sich unterscheidet. Diese Unterschiede werden am Schlusse dieses Abschnittes zusammengefaßt werden.

Pinus flexilis. Das Maximum des Lichtgenusses dieses Baumes ist stets = 1. In der Umgebung von Mammoth Hot Springs habe ich an jüngeren Bäumen ein Minimum des relativen Lichtgenusses $= \frac{1}{8} - \frac{1}{9}$ gefunden. Bei sehr jungen nur wenige Meter hohen Bäumchen ist das Minimum noch niederer. An hohen Bäumen sinkt hier das Minimum nach meinen Beobachtungen auf $\frac{1}{9} - \frac{1}{11}$.

Herr v. Portheim hat auf den Mt. Washburne in der schon angegebenen Seehöhe eigentlich dieselben Werte des relativen Lichtgenußminimums beobachtet, an herangewachsenen Bäumen sogar $\frac{1}{11} - \frac{1}{13}$, d. h. ein etwas kleineres relatives Minimum als ich in viel geringerer Seehöhe feststellte. Es ist dieselbe Erscheinung wie die, welche ich auf verschiedenen Höhen bei *Pinus Murrayana* wahrgenommen habe. Das Minimum des relativen Lichtgenusses bleibt mit zunehmender Seehöhe konstant oder sinkt sogar.

Leider haben die am Mt. Washburne nur durch kurze Zeit durchgeführten Lichtmessungen es nicht erlaubt, einen genauen Vergleich mit dem in Mammoth Hot Springs gemachten anzustellen; aber die größere Lichtstärke (bei gleicher Sonnenhöhe und unbedecktem Himmel) auf Mt. Washburne wurde zweifellos festgestellt. Es ist deshalb in hohem Grade wahrscheinlich, daß auch *Pinus flexilis* mit steigender Seehöhe einem konstanten absoluten Lichtgenuß zustrebt.

Auch an anderen Koniferen des Yellowstonegebietes habe ich analoge Verhältnisse konstatiert, desgleichen auch an einigen Laubbäumen, z. B. an *Populus tremuloides*. An den Niagarafällen beobachtete ich an *Acer dasycarpum* $L = 1 - \frac{1}{40}$; in Pocatello (Seehöhe etwas über 4000 a. F.) $1 - \frac{1}{21}$[1]).

[1]) Nähere Angaben über die Änderung des Lichtgenusses nordamerikanischer Bäume mit der Seehöhe s. meine Schrift: Lichtgenuß im Yellowstonegebiete (1905) S. 112—136.

In früheren Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen bin ich zu dem Resultate gelangt, daß der relative und der absolute Lichtgenuß sowohl mit der Zunahme der geographischen Breite als auch mit der Seehöhe zunehmen.

Meine Studien über den Lichtgenuß der arktischen Pflanzen konnte ich bis an die nordischen Vegetationsgrenzen ausdehnen und zu einem gewissen Abschluß bringen. Aber meine, die Höhenregion der Vegetation betreffenden, in den österreichischen Alpenländern durchgeführten Untersuchungen gingen, wie schon oben bemerkt wurde, über eine Seehöhe von 2000 m nicht hinaus. Ich habe sehr wohl gefühlt, daß hier in meinen Untersuchungen über den Lichtgenuß eine große Lücke klaffe und dies war ja der Hauptgrund meiner Studienreise in das Yellowstonegebiet, deren Vorteile in betreff der Lösung der gestellten Frage ich schon oben erörtert habe.

Meine die Höhenregion der Pflanzenwelt betreffenden Untersuchungen über den Lichtgenuß der Gewächse waren, soweit sie sich auf Grund meiner früheren Beobachtungen aufbauten, insofern unvollkommen, als sie nicht erkennen ließen, ob nicht auf größeren als den bis dahin von mir zu dem genannten Zwecke betretenen Höhen die Verhältnisse des Lichtgenusses eine Änderung erfahren.

In der Tat haben meine oben angeführten Beobachtungen gezeigt, daß nur bis zu einer bestimmten Höhengrenze die aus tieferen Regionen aufsteigende Pflanze in betreff ihres Lichtgenusses sich so verhält, wie eine aus mittlerer Breite gegen die Pole fortschreitende Pflanze, nämlich daß sowohl ihr relativer als auch ihr absoluter Lichtgenuß mit der Seehöhe zunimmt. Über diese Grenze hinaus wird mit steigender Seehöhe zunächst der relative Lichtgenuß konstant, d. h. es wird nicht mehr ein mit der Höhe steigender Anteil des Gesamtlichtes sondern ein konstant gewordener Anteil des gesamten Tageslichtes als Lichtminimum verwendet. Eine einfache Überlegung lehrt aber, daß dieses konstant gewordene relative Lichtgenußminimum noch auf ein steigendes absolutes Lichtgenußminimum hinweist und mit demselben konstant einhergeht. Denn es steigt, wie ja meine lichtklimatischen Untersuchungen gelehrt haben, mit der Seehöhe die Lichtstärke im allgemeinen, wobei einstweilen noch von dem mit der Höhe sich ändernden Verhältnissen des direkten zum diffusen abgesehen wird. Wenn also mit steigender Seehöhe — von einer bestimmten Seehöhe angefangen — auch der relative Lichtgenuß konstant wird, so folgt daraus, daß der absolute Lichtgenuß noch eine weitere Steigerung erfährt.

Aber je höher die Pflanze aufsteigt, desto mehr nähert sich ihr absoluter Lichtgenuß einem konstanten Werte, der in Wirklichkeit

auch erreicht wird, wenn der relative Lichtgenuß in einem gewissen Maße sinkt. Es läßt sich durch Rechnung und graphische Darstellung leicht der Beweis erbringen, daß auch mit einem Sinken des relativen Lichtgenusses noch ein Steigen des absoluten verbunden sein kann.

Indem ich alle von mir in größeren Höhen ausgeführten Lichtgenußbestimmungen überschaue, treten mir folgende typische Fälle über den bei einer und derselben Pflanze erkennbaren Zusammenhang zwischen Lichtgenuß und Seehöhe entgegen.

a) Es nimmt bis zu einer bestimmten Höhengrenze der relative und der absolute Lichtgenuß zu. Gilt für alle aus der Ebene oder geringen Höhen in die subalpine und in die untere Alpenregion aufsteigenden Gewächse, z. B. für *Corydalis cava*, *Scilla bifolia* usw.[1]).

b) Es nimmt bis zu einer bestimmten Höhe der relative Lichtgenuß zu, um an der Höhengrenze konstant zu werden, wobei aber der absolute Lichtgenuß bis zum höchsten Punkte hinauf sich kontinuierlich steigert. Beispiel: *Hordeum jubatum*.

c) Mit der Höhenzunahme steigert sich der relative Lichtgenuß; es wird sodann zunächst dieser und weiter hinauf der absolute Lichtgenuß konstant. Beispiel: *Pinus Murrayana*.

An diese übersichtlich dargestellten Tatsachen knüpfen sich die Fragen: 1. Wie ist das Konstantwerden des relativen und wie das des absoluten Lichtgenusses zu erklären, und 2., welche Änderungen mögen sich bezüglich des Lichtgenusses bei Pflanzen ergeben, welche in noch größere als die beobachtete Höhe emporsteigen?

Daß der relative Lichtgenuß bis zu einer bestimmten Höhe des Aufstieges sich vergrößert, ist wohl selbstverständlich; aber wie ist das Konstantwerden des Minimums des relativen Lichtgenusses zu deuten? Diese Erscheinung wird völlig verständlich, wenn man beachtet, daß mit dem Konstantwerden des Minimums des relativen das des absoluten steigt, also die Pflanze sich mit höherem Aufstieg doch eine größere Menge von Licht zur Befriedigung ihres sich steigernden Wärmebedürfnisses sichert. Daß in großen Höhen die Zunahme des absoluten Lichtgenußminimums eine geringe wird, scheint ihren Grund in dem Wachsen der Intensität der direkten Strahlung zu haben, welche auf die Pflanze ungünstig wirkt, die sich deshalb einer Lichtstärke anpaßt, welche auf sie wenig schädigend einwirkt. So läßt sich, wenigstens einigermaßen, auch das Konstant-

---

[1]) Diesem Typus sind nach den Untersuchungen Zukals (Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten 1896) die von ihm in den österreichischen Alpenländern beobachteten Flechten unterzuordnen.

werden des absoluten Lichtgenußminimums begreifen. Zum mindesten ist einzusehen, daß die Pflanzen durch Aufstieg in größere Höhen den Wirkungen der direkten Strahlung auszuweichen streben, was sich ja bei den Koniferen in der Annahme der Zypressenform ausdrückt. Immerhin birgt die Erscheinung des Konstantwerdens des absoluten Lichtgenußminimums noch manches Rätsel in sich.

Was die zweite oben gestellte Frage anlangt, wie sich der Lichtgenuß in noch größeren als in den von mir beschrittenen Höhen gestaltet, so ist dies ein durchaus fraglicher Gegenstand, der erst durch weitere Beobachtungen in noch größeren Höhen der tropischen Gebiete zu lösen sein wird.

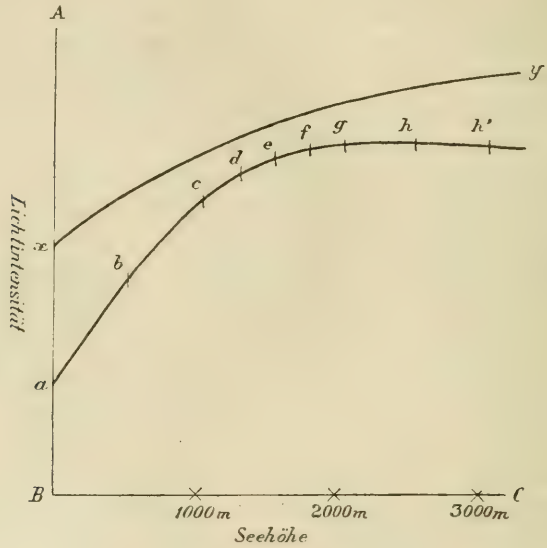

Fig. 23. Schematische Darstellung der Änderung des Lichtgenusses mit der Seehöhe. *AB* Lichtintensität. Die Intensität wurde photochemisch bestimmt. *BC* Seehöhe. *xy* Gang der Lichtintensität, zugleich Maximum des Lichtgenusses für ein Gewächs, dessen relatives Maximum = 1 ist. *a b . . . h'* Minimum des Lichtgenusses desselben Gewächses. Relativer Lichtgenuß bei *c*, *d*, *e*, *f* und *g* konstant; darunter und darüber größer. Der absolute Lichtgenuß steigt von *a* nach *b* usw. bis *h* und ist zwischen *h* und *h'* konstant.

Welche Möglichkeiten gegeben sind, ist unschwer auszudenken. Da sich aber ohne weitere Beobachtungen nicht ableiten läßt, welche Möglichkeit die größte Wahrscheinlichkeit besitzt, so bleibe der Gegenstand unerörtert. Ich begnüge mich, die faktischen Beobachtungen über den Zusammenhang von Seehöhe und Lichtgenuß in beistehender Figur graphisch darzustellen.

Ich möchte hier eine Beobachtung nicht unerwähnt lassen, welche L. v. Portheim auf dem Picke's Peak (Colorado) in einer Seehöhe

von zirka 4000 m machte. Er sah, daß gewisse Gräser, welche sich aber nicht mehr bestimmen ließen und die in tieferen Lagen frei exponiert aufzutreten scheinen, in so großen Seehöhen sich nur an Stellen finden, an welchen sie bloß auf einen reduzierten Lichtgenuß angewiesen sind, nämlich an Felswänden in weit offenen Felsspalten auftreten, so zwar daß ihr maximaler Lichtgenuß tief unter 1 gelegen ist und diese Gräser bei faktisch völlig freier Exposition, auf welcher der Lichtgenuß = 1 sein würde, nicht vorkommen. Es ist freilich nicht ausgeschlossen, daß das Vorkommen dieser Gräser auf großen Höhen an lichtärmeren Stellen auf Windschutz beruhe. Da indes die Gräser nicht blühten, so könnte der Fall auch so zu deuten sein, daß sie zur normalen Entwicklung also auch zum Blühen und Fruchten doch höhere Lichtintensitäten benötigen. Ich erinnere an die früher angeführten Grasanflüge, welche ich in Java bei außerordentlich geringen Lichtstärken auftreten sah, und die wir ja auch im sterilen Zustande und auch sonst sehr reduziert im tiefen Schatten unserer Wälder finden.

Inwieweit die direkte Sonnenstrahlung im Zusammenhange mit dem Lichtgenuß steht, konnte ich allerdings auf meiner Reise nicht konstatieren, und es wird dies wohl nur auf dem Wege des Experimentes festgestellt werden können. Daß aber die in große Seehöhen aufsteigende Pflanze ganz entgegen der nach dem Pol fortschreitenden sich im Lichtgenusse einschränkt, das geht aus meinen obigen Beobachtungen hervor und nochmals möchte ich hier betonen, wie Koniferen, welche in tiefen Lagen eine abgerundete oder wie unsere Fichten pyramidenförmige Krone haben, auf großen Seehöhen oft noch schlanker werden als die Zypressen, wodurch die Gewächse zu ausgesprochensten Vorderlichtbäumen geworden, das direkte Sonnenlicht von großer Intensität (nämlich bei hohem Sonnenstande) geradezu abwehren.

So zeigt sich also von einer neuen Seite der Unterschied im Verhalten der arktischen und der Höhenvegetation gegenüber dem ihnen dargebotenen Lichte: Die Pflanzen der ersteren suchen desto mehr von dem vorhandenen Lichte sich anzueignen, je weiter sie gegen den Pol vordringen, die Pflanzen der letzteren tun dies nur bis zu einer bestimmten Grenze; von da an schränken sie zunächst die Steigerung des Lichtgenusses mit dem Fortschreiten in immer größere Seehöhen ein und sicherlich ist es die Baumvegetation, welche auf großer Seehöhe das starke Licht abwehrt.

Die arktische Grenze für das Fortkommen einer Pflanze ist, wie wir oben gesehen haben, dort gegeben, wo das Maximum des

Lichtgenusses mit dem Minimum zusammenfällt, z. B. bei *Betula nana* auf Spitzbergen, wo die Pflanze nach meinen Beobachtungen nur bei dem konstanten Lichtgenuß = 1 existenzfähig ist. (S. Fig. 22.)

Wo die analoge Grenze für die in die Hochregionen wärmerer Gebiete aufsteigende Pflanze sich einstellt, läßt sich, wie früher auseinandergesetzt wurde, wegen ungenügender Beobachtungen noch nicht sagen.

Siebenter Abschnitt.

Laubfall und Lichtgenuß.

Die Entlaubung der Gewächse tritt uns in den mannigfaltigsten Formen entgegen. Am bekanntesten, weil am augenfälligsten, ist der herbstliche Laubfall, dem alle sommergrünen Holzgewächse unterworfen sind. Der sommergrüne Baum oder Strauch wirft im Herbste die ganze Laubmasse ab, während die immergrünen Holzgewächse ihre ganze Blattmasse zu behalten scheinen. Hier trügt aber der Schein: auch die immergrünen Bäume und Gesträuche werfen, wenn auch nur einen Teil ihres Laubes ab und dieses auch nicht geradezu gleichzeitig mit den sommergrünen Holzgewächsen. Wie ich zeigte, ist es zumeist die Periode des Treibens der Knospen dieser Gewächse, in welcher sie sich eines größeren oder geringeren Teils ihrer Blattmasse entledigen. Es ist dies die von mir als Treiblaubfall bezeichnete weit verbreitete Erscheinung. Die Ablösung vereinzelter Blätter kann bei diesen Gewächsen das ganze Jahr hindurch erfolgen.

Der herbstliche Laubfall erweckt die Meinung, als würden nur die Holzgewächse dem Laubfall unterliegen und als müßte jedes dieser Gewächse einen Blattwechsel aufweisen. Weder das eine noch das andere hat allgemeine Geltung. Meine Untersuchungen haben gelehrt, daß auch kraut- und staudenartige Gewächse sich entlauben. Es kommt dies allerdings seltener vor als bei Holzgewächsen, ist aber in dem betreffenden Falle ebenso eine zweckmäßige Anpassung, wie der herbstliche Laubfall der Bäume und Sträucher. Meine Untersuchungen haben aber auch gelehrt, daß Holzgewächse existieren, welche keinen Laubfall aufweisen und ich konnte nachweisen, daß es eine bestimmte Form des Lichtgenusses ist, welche bei diesen Pflanzen die Entlaubung entbehrlich macht; sie haben auch keine der Fähigkeiten erworben, welche zur organischen Ablösung der Blätter führen.

Um es allgemein auszudrücken, so erfolgt Laubablösung: 1. wenn die Blätter abgestorben sind oder für die betreffende Pflanze keine Arbeit mehr leisten können; 2. wenn die Pflanze in Zustände gerät, in welchen die Blätter ihre normalen Funktionen nicht auszuüben ver-

mögen, endlich 3. wenn das Lichtbedürfnis der Pflanze die Beseitigung des Laubes zum Zwecke normaler Weiterentwicklung fordert.

Es sind dies drei typische Fälle. Die beiden ersten erleiden im einzelnen mancherlei aber durchaus verständliche Ausnahmen. So können die Blätter der Ephemeren und Annuellen absterben, ohne daß dem Tode die Ablösung folgt. Solche Pflanzen sind auf den Laubfall weder angewiesen noch eingerichtet: ihre Kurzlebigkeit erheischt die Beseitigung des Laubes nicht; gewöhnlich sterben ja an diesen Pflanzen bei der Fruchtreife sämtliche Vegetationsorgane ab. Ferner ertragen manche immergrünen Holzgewächse lange andauernde Verdunklung, ohne daß die rücksichtlich ihres Hauptgeschäftes, der Kohlensäureassimilation, außer Funktion gesetzten Blätter abfallen. Monatelang können einzelne dieser Gewächse, ohne zu assimilieren, am Stamme lebend verharren. Hier führt dann gewöhnlich der Treiblaubfall erst die Ablösung der Blätter herbei. Aber der dritte oben angeführte Fall unterliegt keiner Ausnahme. Damit die Laubknospe sich normal entwickeln könne, ist Licht erforderlich und wenn der belaubte Baum keinen genügenden Lichtzufluß zu den Knospen gestattet, muß das Laub ganz oder zum Teile, je nach Bedarf, beseitigt werden. Die immergrünen Nadelbäume und fast alle immergrünen Laubbäume müssen die Laubknospen in die Peripherie der Krone verlegen, damit die Blattentwicklung aus den Knospen in hellem Lichte vor sich gehen könne. Bei sommergrünen Holzgewächsen ist eine solche Beschränkung der Knospen auf die Peripherie der Krone nicht erforderlich, und tatsächlich liegen dieselben bis zu einer bestimmten Grenze in der Kronentiefe, denn das im Herbste abgefallene Laub hat Raum geschaffen, um im Frühling das Licht reichlich zu den sich entwickelnden Knospen zutreten zu lassen. Daß zur normalen Entwicklung des Laubes starkes (diffuses) Licht erforderlich ist, ja reiche und üppige Blattentwicklung geradezu durch gemischtes Sonnenlicht gefördert wird, ist oben bereits ausführlich dargelegt worden.

Schon aus diesen Tatsachen ergibt sich ein inniger Zusammenhang zwischen den Beleuchtungsverhältnissen der Gewächse und ihrem Laubfall. Die große Bedeutung des Laubwechsels und dessen Zusammenhang mit dem Lichtgenuß der betreffenden Holzgewächse wird aber erst klar, wenn man die in früheren Abschnitten vorgeführten zahlreichen Tatsachen über die verhältnismäßig große Konstanz des stationären Minimums des relativen Lichtgenusses ins Auge faßt und beachtet, daß dieselbe mit abnehmender mittäglicher Sonnenhöhe nur durch eine kontinuierliche fortschreitende Laubreduktion ermöglicht wird.

Bevor ich es unternehme, diesen in unserer Frage so wichtigen Zusammenhang näher zu begründen, erscheint es mir zweckmäßig, die Ursachen der Entlaubung in aller Kürze vorzuführen[1]).

So einfach sich der Laubfall, vom biologischen Standpunkte aus betrachtet, gestaltet, indem er, wie wir gesehen haben, in erster Linie zur günstigen Beleuchtung der zurückbleibenden Blätter beiträgt oder die Sproßentwicklung aus den Knospen der entlaubten Holzgewächse durch reiche Lichtzufuhr begünstigt, so außerordentlich verschieden und mannigfaltig sind jene äußeren Verhältnisse und inneren (erblich festgehaltenen) Zustände, welche zur Entlaubung führen. In ausführlicher Weise habe ich schon vor langer Zeit[2]) auseinandergesetzt, welchen überaus starken Einfluß die Herabsetzung oder die Unterdrückung der Transpiration auf das Zustandekommen des Laubfalls ausübt. Um aber weiter zu zeigen, wie außerordentlich verschieden die Ursachen des Laubfalls sind, habe ich später[3]) einige charakteristische Typen, wie den Sommerlaubfall, den Hitzelaubfall, den Frostlaubfall und den schon oben berührten Treiblaubfall beschrieben, habe gezeigt, wie der Tod des Blattes, die Verletzung des Blattes oder des tragenden Stammes, wie Bodentrockenheit und rasch darauf folgende Wasserzufuhr zum Boden oder zum Laube, wie Lichtschwächung oder Verdunkelung, wie in bestimmten Fällen die ungenügende Intensität des diffusen Lichtes (Sommerlaubfall), in den anderen zu starke Sonnenstrahlung bei verminderter Wärmeausstrahlung und großer Bodentrockenheit (Hitzelaubfall) usw. usw. die Entlaubung herbeiführen.

All diesen Einflüssen gegenüber verhält sich die einzelne Pflanze höchst verschieden. Was für die eine Pflanze Geltung hat, muß nicht für jede andere gelten. *Robinia* entblättert sich im absolut feuchten Raum und im Finstern außerordentlich rasch, der Lorbeer selbst nach Wochen nicht. Zahllose Holzgewächse werfen die absterbenden Blätter ab, der Strauch *Eupatorium adenophorum* nicht einmal die längst abgestorbenen. Und alle jene Gewächse, welche wir als immergrün zusammenfassen, reagieren sehr wenig oder fast nicht auf all die mannigfaltigen, zur Ablösung des Laubes führenden äußeren Einwirkungen, und erst das Treiben der Knospen führt hier zur organischen Abtrennung der Blätter (Treiblaubfall). Auch auf zahlreiche Übergänge des Laubfalls sommergrüner und wintergrüner Holzgewächse habe ich in meinen früheren Schriften hingewiesen.

---

[1]) Eingehende Nachweise über diesen Gegenstand in meinen unten genannten Abhandlungen über Laubfall aus den Jahren 1905 und 1906.

[2]) Herbstliche Entlaubung (1871).

[3]) Ber. der Deutschen Bot. Gesellschaft XXII. (1905), XXIII. (1906).

In diesem Abschnitte handelt es sich bloß um die Beziehung des Laubfalls zum Lichtgenuß, welche in den Erscheinungen des Sommerlaubfalls und des Hitzelaubfalls uns besonders deutlich entgegentreten, während der Frost- und Treiblaubfall außer Beziehung zu unserem Thema stehen.

Desgleichen bleiben alle jene Fälle der Entlaubung, welche nach Verletzung, nach dem Absterben der Blätter auftreten, auf unterdrückter Kohlensäureassimilation oder auf Erkrankung beruhen, unbesprochen. Hingegen wird noch auf den herbstlichen Laubfall, sofern er mit dem Beleuchtungsverhältnis im Zusammenhange steht, Rücksicht zu nehmen sein.

Sommerlaubfall. Man hat früher, wenn es sich um periodische Entlaubung an Holzgewächsen handelte, nur vom herbstlichen Laubfall gesprochen, der uns in so auffälliger Weise Jahr für Jahr entgegentritt. Die sich sonst in der Vegetationsperiode einstellende Laubablösung hat man nicht weiter beachtet; man hat sie für etwas Zufälliges gehalten, vor allem in ihr nicht ein gleichfalls periodisches Phänomen erkannt.

Aber kaum daß der sommergrüne Laubbaum vollkommen beblättert ist, so stellt sich schon Laubfall ein. Diese Erscheinung — man könnte sie als »Frühlingslaubfall« bezeichnen — habe ich an mehreren Baum- und Straucharten beobachtet (*Syringa vulgaris* und *persica*, *Philadelphus coronarius*, *Aesculus hippocastanum*, *Negundo fraxinellifolia*, *Tilia* sp. u. e. a.). Es fallen hierbei die kleinen am Grunde der Sprosse stehenden relativ schwach assimilierenden Blätter ab, gewöhnlich nach vorangegangener Vergilbung. Wenn diese ältesten Blätter der Sprosse durch das darüber zur Ausbildung gelangte Laub stark beschattet werden, stellen sie, wenn sie überhaupt zur Kohlensäureassimilation geeignet waren, die Assimilation ein und fallen ab. Besonders deutlich ist dieser Frühlingslaubfall bei den Fliederarten ausgeprägt, wo im Mai der Boden, auf welchem Fliederbüsche stehen, oft mit den kleinen vergilbten Blättern förmlich bedeckt ist. Länger andauernde schwache Himmelsbeleuchtung und Regen befördern diese Erscheinung. Durch diesen Frühlingslaubfall entledigt sich das Laubgewächs jener Blätter, welche zur Assimilation der Kohlensäure nicht oder wenig geeignet und überhaupt durch ihre Stellung am Baum den ungünstigsten Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt sind.

Dieser Frühlingslaubfall vollzieht sich in einem kurzen Zeitraum, nach länger andauerndem Regen oft mit einem Male. Hingegen hat der nunmehr in Betracht zu ziehende Sommerlaubfall einen kontinuierlichen Verlauf. Die Ursache desselben ist das mit Sommer-

beginn sich einstellende Sinken des mittäglichen Sonnenstandes. Theoretisch beginnt der Sommerlaubfall bei allen Laubgewächsen mit kontinuierlicher bis zum Herbste fortschreitender Laubentwicklung gleich nach Sommerbeginn. Häufig kann man tatsächlich um den 21. Juni herum den Beginn des Sommerlaubfalls konstatieren. Insofern kann eine Verschiebung des Beginnes des Sommerlaubfalles eintreten, als das Maximum der mittleren Mittagsintensität nicht auf den 21. Juni fällt, sondern entweder früher oder später eintritt (s. oben S. 52). Der Sommerlaubfall ist dadurch charakterisiert, daß mit sinkendem Mittagssonnenstande, also mit Verminderung der Tageshelligkeit oder Abnahme der Tageslichtsumme, die innersten, am schlechtesten beleuchteten Laubblätter sich ablösen. Es ist der Mangel an genügender Intensität des im Innern der Baumkrone herrschenden diffusen Tageslichtes, welcher die Erscheinung des Sommerlaubfalls hervorruft. Die Ablösung währt den ganzen Sommer hindurch; endlich verschmilzt der Sommerlaubfall mit dem Herbstlaubfall, bei welchem außer der Verminderung der Stärke des Tageslichtes noch andere Faktoren in den Prozeß der Laubablösung eingreifen.

Bei jenen Laubgewächsen, welche noch vor Sommerbeginn ihre Belaubung vollenden, tritt eine leicht verständliche Verzögerung des Sommerlaubfalls ein. So z. B. bei der Buche (*Fagus silvatica*), die sich um Wien in 2—3 Wochen belaubt. Bei solchen Gewächsen beginnt der Sommerlaubfall erst dann, wenn die Mittagssonnenhöhe jenen Wert zu unterschreiten beginnt, bei welchem die Laubbildung zum Abschluß gekommen ist. Die Buche ist bei uns anfangs Mai gewöhnlich schon vollkommen belaubt, der Sommerlaubfall setzt bei einer Sonnenhöhe von etwa 57° ein, d. i. bei uns im ersten Drittel des August.

Die Menge des Laubes, welche durch den Sommerlaubfall beseitigt wird, ist je nach der Pflanzenart verschieden, bei allen sommergrünen Holzgewächsen aber stets eine nicht unbeträchtliche. Nach meinen Beobachtungen verlor ein Ahorn (*Acer dasycarpum*), welcher im ganzen 14191 Blätter hervorgebracht hatte, durch den Sommerlaubfall etwa 10 Prozent, und eine Roßkastanie (*Aesculus hippocastanum*) mit im ganzen 4562 Blättern beiläufig 30 Prozent des gesamten Laubes.

Meine vergleichenden Lichtbestimmungen haben zu dem Resultat geführt, daß die durch den Sommerlaubfall hervorgerufene Blattreduktion den mittleren relativen Lichtgenuß der betreffenden Baumart konstant erhält, wobei der absolute mit dem Fortschreiten des Sommers in den Herbst hinein eine Abnahme erfahren muß, wie vor dem Beginn des Sommerlaubfalls bei Gleichbleiben des ersteren, der letztere sich

erhoben hatte. So wird es ja auch verständlich, daß nach Vollendung der Belaubung der Buche der absolute Lichtgenuß bis — theoretisch gesprochen — zum 21. Juni oder dem Tage des höchsten Lichtintensitätsmaximums sich steigert und dann abfällt, der relative konstant bleibt, aber die Laubreduktion erst anfangs August sich einstellt. Holzgewächse, welche keinem Herbstlaubfall unterliegen, haben auch keinen Sommerlaubfall. Bäume und Sträucher, welche im Herbst ihr ganzes Laub verlieren, scheinen stets einem Sommerlaubfall zu unterliegen, welcher aber desto schwächer ausgeprägt ist, je höher das Minimum ihres relativen Lichtgenusses sich beziffert. Bei der Lärche (*Larix decidua*; $L = \frac{1}{5}$) und Birke (*Betula verrucosa*; $L = \frac{1}{9}$) scheint der Sommerlaubfall schon zu fehlen oder sehr schwach zu sein[1]).

Hitzelaubfall. Diese Form der Entlaubung von Holzgewächsen ist vom Sommerlaubfall völlig verschieden, nicht nur dem äußeren Anschein nach, sondern auch in Bezug auf die Verursachung und auf die Art des Zustandekommens. Während beim Sommerlaubfall die am schwächsten durch diffuses Licht beleuchteten Blätter abfallen, also die im innersten der Laubkrone gelegenen, lösen sich beim Hitzelaubfall nur jene Blätter ab, welche von der Sonne getroffen werden, also der Wirkung der direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt sind. Der Sommerlaubfall hat, wie wir gesehen haben, einen periodischen Verlauf, während der Hitzelaubfall plötzlich auftritt. Bei ersterem lösen sich Blätter gewöhnlich im vergilbten, aber noch wasserreichen Zustande ab, beim Hitzelaubfall aber scharf eingetrocknet; sie werden, wie man sich im gewöhnlichen Leben ausdrückt, von der Sonne »verbrannt«.

Der Hitzelaubfall tritt bei sehr starker Bestrahlung des Laubes, bei Trockenheit der Luft und Bodendürre ein.

Was das Zustandekommen des Hitzelaubfalls anlangt, so ist auch dieses von der Art, wie beim Sommerlaubfall die Blattablösung eingeleitet wird, verschieden. Eines aber haben beide gemeinschaftlich: die Ablösung ist ein organischer Prozeß. Die Blätter verhalten sich in beiden Fällen wie alle absterbenden Blätter: am Blattgrunde wird ein Zellteilungsprozeß eingeleitet und in dem neuentstehenden Gewebe erfolgt, ohne notwendige Mitwirkung einer äußeren Kraft, die Ablösung aus Gründen von Organisationsänderungen, auf die hier aber nicht näher eingegangen werden kann. Es sei nur bemerkt, daß der Blattgrund eines »verbrannten Blattes« stets noch saftreich ist, aus lebendem Gewebe besteht und in diesem jene histologischen Veränderungen sich einstellen, welche sonst auch, z. B. beim herbstlichen Laubfall, die

[1]) Eingehend wird diese Form der Entlaubung in meiner Abhandlung: »Der Sommerlaubfall« (1904) erörtert.

Blattablösung vorbereiten. Eine »Trennungsschichte« ist beim Hitzelaubfall stets vorhanden.

Dem Hitzelaubfall unterliegen nicht gerade die von der Sonne am stärksten getroffenen Blätter, sondern jene, welche tiefer in der Krone gelegen sind, aber doch der direkten Strahlung ausgesetzt waren, also diejenigen Blätter, welche Lücken in der Krone nach außen hin begrenzen. Es scheint auf den ersten Blick paradox, daß diese anscheinend nicht am stärksten bestrahlten Blätter dem Hitzelaubfall unterliegen, und nicht die die äußerste Hülle der Krone bildenden, anscheinend der stärksten Sonnenwirkung ausgesetzten. Aber gerade dieses eigentümliche Verhalten gibt den Schlüssel zur Erklärung des Phänomens.

Wie in einem früherem Abschnitte gezeigt wurde, nimmt die Intensität des Gesamtlichtes vom Umfang der Krone nach ihrem Innern kontinuierlich ab, aber an dieser Abnahme partizipiert nur der diffuse Anteil des Lichtes. Die parallelen Strahlen wirken mit gleicher Intensität, ob sie auf die Peripherie der Krone fallen oder als solche in eine Lücke der Krone eindringen. Die unmittelbare Wirkung der Sonnenstrahlen auf das Blatt wird also dieselbe sein, ob das Blatt in der äußersten Peripherie der Krone gelegen ist, oder in einer offenen Spalte einer Lücke der Krone, wenn nur das Sonnenlicht direkt auf dasselbe einwirkt. Da aber ein Blatt einer desto größeren Wärmeausstrahlung unterliegt, je größer die freie Himmelsfläche ist, welche ihm gegenüberliegt, so ist leicht einzusehen, daß an einem freistehenden Baume, dessen äußerste Blätter fast den ganzen Himmel vor sich haben, bei Sonnenbestrahlung diese sich anders als die wohl gleichfalls bestrahlten, aber im Innern der Krone gelegenen verhalten müssen. Die letzteren unterliegen wegen verminderter Wärmeausstrahlung größerer Erwärmung und verfallen deshalb dem Hitzelaubfall.

Der Hitzelaubfall ist sehr verbreitet, doch scheinen ihm nicht alle Holzgewächse ausgesetzt zu sein. Es ist wahrscheinlich, daß er in wärmeren Gegenden ausgeprägter auftritt als in kälteren. Aber selbst die Holzgewächse eines und desselben Vegetationsgebietes werden in ungleichem Grade von dieser Form des Laubfalles beeinflußt.

In unsern Gegenden sind Roßkastanien, Linden, Ulmen und Robinien dem Hitzelaubfall besonders stark unterworfen, in geringerem Grade Buchen, Hainbuchen, *Colutea arborescens*, *Evonymus verrucosus* und *europaeus*; *Ligustrum vulgare* nach bisherigen Beobachtungen gar nicht.

Bei Holzgewächsen, welche dem Hitzelaubfall ausgesetzt sind, läßt sich leicht konstatieren, daß die völlig herangewachsenen Blätter denselben in höherem Grade unterliegen als frühere Entwicklungsstadien.

Eben herangewachsene Coniferennadeln sind resistenter als ältere. Ganz junges Laub verfällt aber sehr rasch dem Hitzelaubfall.

Manche Holzgewächse haben die Eignung, dem Hitzelaubfall vorzubeugen; z. B. *Viburnum Lantana*, *Cornus mas* und *C. sanguinea*. Bei starker Bestrahlung und großer Bodentrockenheit hängen die Blätter dieser Sträucher hinab und entziehen sich so der Einwirkung der Intensität der von hochstehender Sonne kommenden Strahlen. Nach Regen richten sich die Blätter wieder auf und nehmen die frühere fixe Lichtlage wieder an[1]).

Bei meinen Studien über die Änderung des Lichtgenusses mit der Seehöhe, welche ich im Yellowstonegebiet anstellte, hatte ich Gelegenheit, einige interessante Fälle von Hitzelaubfall zu beobachten, die durchwegs auf die mit der Seehöhe gesteigerte Intensität der direkten Sonnenstrahlung zurückzuführen sind.

Es hat mich anfänglich überrascht, überall auf größeren Seehöhen in Nordamerika dem Hitzelaubfall zu begegnen, und zwar auch an Holzgewächsen, welche in der Tiefe diese Erscheinung nicht gezeigt hatten. Es fiel mir zuerst in Billings (950 m ü. M.) auf, daß die dort von mir beobachteten Pappeln, wenn auch im geringen Grade, aber doch wahrnehmbar die Erscheinung des Hitzelaubfalles darboten. Es waren dies *Populus carolinensis*, *P. tremuloides* und *P. alba* (kleinblätterige Form). Aber noch viel deutlicher als in Billings trat die Erscheinung schon in Livingstone (1346 m ü. M.) und in ziemlich starker Ausprägung in der Umgebung von Mammoth Hot Springs (1946 m ü. M.) auf.

Es war unverkennbar, daß mit der Seehöhe der Hitzelaubfall zunahm. Es erklärt sich dieses Verhalten nicht nur aus der mit der Höhe wachsenden Lichtintensität, sondern aus der mit der Höhe zunehmenden Intensität der direkten Strahlung im Vergleiche zur Stärke des diffusen Lichtes. Um so mehr muß dieser Erklärung zugestimmt werden, als, wie schon oben dargelegt wurde, der Hitzelaubfall eine Folge direkter paralleler Strahlung ist.

Von Laubhölzern habe ich auf hochgelegenem Standorte Hitzelaubfall noch an *Betula occidentalis* und an nicht näher bestimmten Weidenarten festgestellt.

Es wurde schon oben darauf hingewiesen, daß an einzelnen Exemplaren von *Betula occidentalis*, welche ich in der Umgebung von Mammoth Hot Springs beobachtete, der Lichtgenuß auffallend tief unter dem normalen Werte stand. Bei genauerer Untersuchung

---

[1]) Nähere Details über den Hitzelaubfall finden sich in meiner Abhandlung über diesen Gegenstand (1905).

ergab sich, daß diese Exemplare der Sonne sehr stark exponiert waren und durch Hitzelaubfall einen Teil ihres Laubes eingebüßt hatten.

Was die Weiden (*Salix* sp.) anlangt, welche die Erscheinung des Hitzelaubfalles darboten, so habe ich dieselben an Bachufern zwischen Tumb bay und Old Faithful in einer Seehöhe von 8300 a. F. beobachtet. Die Erscheinung war sehr augenfällig. Bei diesen Weiden (die Species konnte nicht bestimmt werden) war auch das periphere Laub »verbrannt«; da dasselbe trotz der starken Ausstrahlung »verbrannte«, so ist anzunehmen, daß es der Sonnenstrahlung gegenüber besonders empfindlich ist.

Es ist schon oben bemerkt worden, daß ich in Europa Hitzelaubfall auch an Coniferen gesehen habe. In höchst auffälliger Weise trat mir diese Erscheinung an *Pinus Murrayana*, welchem Baume ich überhaupt nur auf großen Seehöhen begegnete, entgegen und ich kann wohl sagen, daß ich an Tausenden von Exemplaren dieser Baumart Hitzelaubfall in scharf ausgeprägter Form gesehen habe. Die »verbrannten« Nadeln dieses Baumes haben eine auffällige gelbbraune Farbe. Die Nadelbüschel, welche »verbrannten«, lagen fast nie in der Peripherie der Baumkrone, sondern zumeist tiefer im Innern derselben, aber doch immer so, daß sie der direkten Sonnenwirkung ausgesetzt waren.

An anderen *Pinus*-Arten des Yellowstonegebietes tritt die Erscheinung des Hitzelaubfalls in viel schwächerem Grade auf. Ich habe namentlich auf *P. flexilis* geachtet, insbesondere in der Umgebung von Mammoth Hot Springs, ohne einen einzigen Baum gesehen zu haben, an welchem stark ausgesprochener Hitzelaubfall zu konstatieren gewesen wäre. Die tannen- und fichtenartigen Nadelbäume, welche der Yellowstonepark beherbergt, scheinen dem Hitzelaubfall nicht oder nur wenig unterworfen zu sein. Ich habe leider bei der großen Zahl anderweitiger Beobachtungen nicht Zeit gehabt, diese Arten näher zu prüfen; aber ein auffälliger Hitzelaubfall dieser Bäume wäre mir oder meinen Begleitern, glaube ich, kaum entgangen.

Achter Abschnitt.

Über den Zusammenhang der Mykorhizenbildung mit dem Lichtgenuß der Pflanzen.

Der erste, welcher die Mitwirkung von Pilzen bei der Ernährung von Gefäßpflanzen erkannte, war Kamienski[1]). Es war ein kleiner völlig chlorophyllfreier Saprophyt, *Monotropa hypopitys*, an welcher der genannte Forscher die später so wichtig gewordene Entdeckung der Mykorhiza machte.

Später hat Frank[2]) in zwei grundlegenden Arbeiten gezeigt, daß einige unserer kräftigsten Bäume, nämlich Eichen und Buchen, nur unter Mitwirkung von mit den Wurzelenden symbiotisch verbundenen Pilzen gedeihen. Die Wurzelsymbiose ist bei diesen Holzgewächsen stets auf das schärfste ausgeprägt.

Anfangs glaubte Frank, daß die Wurzelsymbiose auf die Cupuliferen beschränkt sei, konstatierte aber sehr bald darauf das Vorkommen von Mykorhizen bei anderen Laubbäumen, nämlich bei Weiden, Linden und einzelnen Pruneen (*Prunus spinosa*, Schlehe) ja sogar bei manchen Koniferen. In der zweiten Arbeit Franks wird bereits die Möglichkeit eingeräumt, daß alle Baumarten der Wurzelsymbiose unterliegen. Später aber bekannte der Verfasser, daß es ihm bei Ahorn, Esche und Ulme nicht gelungen sei, Wurzelsymbiose festzustellen. Die Anschauungen Franks lauten also dahin, daß gewisse Baumarten Mykorhizen ausbilden, andere nicht.

Die fundamentalen Untersuchungen Franks haben die Frage der Wurzelsymbiose in Fluß gebracht und zu zahlreichen Arbeiten über Verbreitung und physiologische Funktion der Mykorhiza Veranlassung gegeben.

In einer Abhandlung Stahls, welcher der Verfasser den Titel »Über den Sinn der Mykorhizenbildung« (1900) gegeben hat, faßte

[1]) Bot. Zeitung 1881. Ausführlich in den Memoiren de la Soc. des sc. nat. Cherbourg.

[2]) Berichte der Deutschen Bot. Ges. 1885. Auch Lehrbuch (1892—93).

er nicht nur alles zusammen, was über diesen Gegenstand von der Entdeckung dieser Bildungen von Kamienski an innerhalb eines Zeitraums von etwa 20 Jahren zutage gefördert wurde, sondern suchte in seiner gedankenreichen, mit größter Umsicht und Ausdauer durchgeführten Arbeit die physiologische Bedeutung der Wurzelsymbiose nach den verschiedensten Richtungen hin aufzuklären. Nach seinen eigenen Beobachtungen konnte unter Heranziehung der Wahrnehmungen anderer Forscher die außerordentliche Verbreitung der Mykorhizen im Pflanzenreiche außer Zweifel gestellt werden. Nach Stahls Schätzung dürfte mehr als die Hälfte der Gefäßpflanzen die Erscheinung der Wurzelsymbiose darbieten. Die Ernährungsweise dieser mykorhizenbildenden Gewächse ist eine so charakteristische, daß Stahl letztere als mykotrophe Pflanzen in eine besondere physiologische Gruppe zusammenfaßt.

Auf die verschiedenen von Stahl erörterten Beziehungen der Wurzelsymbiose zur Lebensweise, insbesondere zur Ernährung der Pflanze und ihren Nahrungsquellen, kann hier nicht eingegangen werden und nur zur näheren Erläuterung der Relation zwischen Lichtgenuß und Mykorhizenbildung sei hier folgendes hervorgehoben. Die Hauptaufgabe der Mykorhiza besteht nach Stahls Ansicht darin, trägwüchsigen Pflanzen, welchen infolge geringer Transpiration nur wenig mineralische Nahrung zugeführt wird, durch die Tätigkeit des Pilzes einen größeren Zufluß an Bodennahrung zu sichern. Die Wurzelverpilzung nimmt im Pflanzenreiche in dem Maße zu, als die Gewächse an mineralischer Nahrung Mangel zu leiden beginnen und verringert sich in dem Maße, als die Bedingungen für die Auswertung der Bodennährstoffe günstigere werden, so zwar, daß derartig gut genährte Pflanzen sich von der Wurzelsymbiose auch gänzlich zu emanzipieren vermögen.

Bei seinen vergleichenden Untersuchungen über das Vorkommen der Mykorhiza und über ihre physiologische Bedeutung hat sich Stahl u. a. auch die Frage gestellt, ob nicht bei Laubbäumen ein Zusammenhang zwischen der Größe des Lichtgenusses und der Wurzelsymbiose bestehe. Aus seiner Darstellung ist ersichtlich, daß es sich hierbei um relativen Lichtgenuß handle. Behufs Lösung dieser Frage verglich Stahl die Höhe des Lichtgenusses mit den tatsächlichen Beobachtungen über Wurzelverpilzung: ob dieselbe überhaupt vorhanden sei, und wenn ja, in welchem Grade sie auftrete.

Er stellte aus meinen Beobachtungen eine Reihe von Laubhölzern zusammen, in welcher diese Holzgewächse nach der Höhe des Lichtgenußminimums geordnet erscheinen und verglich diese Werte mit seinen Wahrnehmungen über den Grad der Wurzelver-

pilzung, welche er vorher, ganz unbeeinflußt durch meine ihm erst später bekannt gewordenen Beobachtungen, gesammelt hatte.

Diese Reihe lautet:

Buxus sempervirens $\frac{1}{108}$
Fagus silvatica, freistehend $\frac{1}{85}$
Aesculus hippocastanum, freistehend $\frac{1}{83}$
Fagus silvatica, geschlossener Bestand $\frac{1}{60}$
Aesculus hippocastanum, geschlossener Bestand $\frac{1}{57}$
Acer platanoides $\frac{1}{55}$
Acer campestre $\frac{1}{43}$
Acer negundo $\frac{1}{28}$
Quercus pedunculata $\frac{1}{26}$
Ailanthus glandulosa $\frac{1}{22}$
Populus alba $\frac{1}{15}$
Populus nigra $\frac{1}{11}$
Betula alba (verrucosa) $\frac{1}{9}$
Liriodendron tulipifera $\frac{1}{7.5}$
Populus monilifera $\frac{1}{6}$
Fraxinus excelsior $\frac{1}{5}$.

Auf Grund seiner Beobachtungen und durch Vergleich derselben mit den Zahlen dieser Reihe kam Stahl zu dem Resultate, daß bei Laubbäumen ein Zusammenhang zwischen Lichtgenuß und Mykorhizenbildung bestehe, welchen er mit Bezug auf die eben angeführte Reihe selbst in folgenden Worten ausdrückt: »Aus einem Vergleiche dieser Liste mit den früher mitgeteilten Angaben über die Mykorhizenverbreitung ergibt sich, daß diejenigen Holzgewächse, bei welchen das Licht im Innern der Krone relativ weniger geschwächt ist, am ehesten die Unterstützung durch Wurzelpilze entbehren können. Es sind dies die sieben zuletzt aufgezählten Bäume von *Ailanthus* an, deren Wurzeln gänzlich pilzfrei oder nur gelegentlich pilzführend gefunden wurden. Von *Quercus* bis *Fagus* und *Buxus* finden wir dagegen lauter Pflanzen mit vorherrschender Wurzelverpilzung.«

Stahl findet also einen Parallelismus zwischen der Höhe des Lichtgenusses und der Wurzelsymbiose bei den Holzgewächsen: je niederer das Lichtgenußminimum ist, desto mehr neigt der Baum zur Mykotrophie.

Stahl hat sich über die Beziehung des Lichtgenusses zur Wurzelsymbiose bloß rücksichtlich der Laubhölzer ausgesprochen.

Über die Mykorhizenbildung der Koniferen hat Stahl wohl auch Studien gemacht, aber die Beziehungen zum Lichtgenuß nicht in Betracht gezogen. Und doch sind solche Beziehungen auch hier nachweisbar.

Es ist schon nach den bisher angestellten Versuchen zweifellos, daß die Kiefer auf humusarmem Boden ohne Mykorhizen zu bilden gedeihen kann, aber auf humusreichem Boden sich doch eine für sie förderliche Verpilzung der Wurzelspitzen zu erkennen gibt. Sie ist also keine obligat mykotrophe Pflanze. Aber die Tanne hat stets

eine gut ausgebildete Mykorhiza und die Fichte verhält sich im Vergleich zur Kiefer und Tanne intermediär. Stahl hat sich die Meinung gebildet, daß die Tanne die Mitwirkung der Pilze am meisten, die Kiefer am wenigsten benötigt und die Fichte in diesem Betracht gerade die Mitte zwischen Kiefer und Tanne hält. Man darf also wohl sagen, daß unter diesen drei Koniferen die Tanne die Wurzelsymbiose am vollkommensten, die Kiefer am unvollkommensten ausgebildet hat. Es hat unter diesen dreien aber die Kiefer das höchste, die Tanne das niedrigste Lichtgenußminimum, woraus abzuleiten sein dürfte, daß sich auch bei den Koniferen eine Beziehung zwischen Lichtgenuß und Verpilzung erkennen läßt, welche, wie bei den Laubhölzern, dahin führt, daß die Höhe des Lichtgenusses im umgekehrten Verhältnis zur Wurzelverpilzung steht.

Doch läßt sich dieser Satz nicht auf alle Pflanzen anwenden. So bildet, wie bekannt, *Calluna vulgaris* und andere Ericaceen eine Mykorhiza aus, obgleich das Lichtgenußminimum dieser Pflanze sehr hoch gelegen ist. Dahingegen sind, wie Stahl zeigte, alle annuellen Kulturpflanzen mit Ausnahme von Flachs frei von jeder Mykorhiza. Da, wie wir oben gesehen haben, alle annuellen Kulturpflanzen ein hohes Lichtgenußminimum aufweisen, so würde hier wieder die Regel zutreffen, daß hoher Lichtgenuß die Wurzelsymbiose ausschließt.

Stahl hat mit einer Annuellen, welche in meinen Lichtgenußstudien eine große Rolle spielt, nämlich mit *Lepidium sativum* eine Versuchsreihe durchgeführt, welche für die in Rede stehende Frage von großer Wichtigkeit ist. Er zeigte nämlich, daß die Kresse in sterilisiertem Boden unter sonst gleichen Verhältnissen besser als in nicht sterilisiertem gedeiht, sich also umgekehrt wie die Kupuliferen verhält. Wie wir gesehen haben, ist aber *Lepidium sativum* eine Pflanze, welche durch einen sehr hohen Lichtgenuß ausgezeichnet ist. Versuche, welche im pflanzenphysiologischen Institut ausgeführt wurden, lehrten, daß die Kresse durch Verpilzung ihrer Wurzeln desto mehr zu leiden hat, unter je geringerem Lichtzufluß sie kultiviert wird. Das schlechte Gedeihen der Kresse bei niederen Lichtstärken (insbesondere unter $\frac{1}{30}$?) ist auf die für die ganze Pflanze schädliche Wurzelverpilzung zurückzuführen. Das schon oben berührte Umfallen gut, aber bei niederen Lichintensitäten erwachsener Keimlinge beruht auf Wurzelverpilzung und wird zunächst dadurch hervorgerufen, daß zuerst die Wurzel und dann der untere Teil des Hypocotyls durch Absterben der vorher saftreichen Zellen sich zusammenzieht, wodurch die Pflanze ihren Halt verliert.

Stahl hat über seine mit annuellen Pflanzen ausgeführten Versuche im sterilisierten und gewöhnlichen Boden kultivierte Pflanzen, sich

folgendermaßen geäußert[1]): »Sie (die Kresse und einige andere Annuelle) bilden ein beachtenswertes Gegenstück zu den Frankschen Kulturen mit *Fagus*- und *Pinus*-Keimpflanzen. Während Frank diesen mykotrophen Holzgewächsen durch Sterilisierung des Humus, wobei nicht nur die antagonistischen sondern auch die symbiotischen Pilze beseitigt wurden, das Gedeihen erschwerte, wirkte auf unsere autotrophen Versuchspflanzen die Entfernung oder doch Zurückdrängung der Pilzmyzelien in eminent fördernder Weise. Die stark transpirierenden autotrophen Gewächse finden nämlich in den Pilzmyzelien bloß Konkurrenten, während die mykotrophen Pflanzen verstehen, sich gewisse Pilze tributär zu machen und so imstande sind, den Kampf mit den den Boden erschöpfenden Myzelien erfolgreich zu bestehen.«

Stahl glaubt aus meinen Beobachtungen über die Stärke der Kohlensäureassimilation beim Lichtgenußminimum ableiten zu können, daß die »lichte Beschaffenheit der Krone« sich nicht auf geschwächte Kohlensäureassimilation zurückführen lasse; man müsse sich mithin nach anderen Ursachen behufs Erklärung dieser Tatsache umsehen. Er erblickt in dem Transpirationsbedürfnisse der Holzgewächse die Ursache ihres verschiedenen Verhaltens zum Lichte und drückt seine Ansicht hierüber selbst in folgenden Worten aus: »Die Blätter der »lichtbedürftigen« Bäume brauchen zur normalen Verrichtung ihrer Funktion eine reichlichere Wasserdurchströmung als diejenigen der »schattenertragenden« Holzgewächse«. Unter »lichtbedürftigen« versteht er jene Bäume, welche nach meiner Terminologie ein hohes, unter »schattenertragenden« diejenigen, welche nach meiner Ausdrucksweise ein niederes Lichtgenußminimum aufweisen.

Unter Lichtung der Krone kann wohl nichts anderes verstanden werden, als das, was ich oben ausführlich als »Zweigreduktion« beschrieben und auf seine Ursachen zurückgeführt habe. Daß die Unterschreitung des Lichtgenußminimums bei der Assimilation nicht als Ursache oder gar als einzige Ursache der Zweigreduktion angesehen werden könne, ist durch meine diesbezüglichen Beobachtungen wohl zweifellos geworden. In diesem Punkte stimme ich mit Stahl vollkommen überein, daß nämlich verminderte oder bereits sistierte Assimilation infolge geringen Lichtes nicht als Ursache der Zweigreduktion gelten könne. Daß die durch partiellen Lichtentzug erfolgende Verminderung der Transpiration bei der Zweigreduktion im Spiele ist, muß ich umsomehr zugeben, als ich die mächtige Wirkung des Lichtes bei der Transpiration grüner Gewächse selbst zuerst auf experimentellem Wege festgestellt habe[2]). Ich habe oben

[1]) l. c. S. 628. [2]) Licht, strahlende Wärme, Transpiration (1876).

bei Erörterung der Ursachen des akropetalen Asttodes die Rückwirkung verminderter Transpiration auf die Zweigreduktion von einer neuen Seite her beleuchtet. Aber als alleinige Ursache der Zweigreduktion kann ich die Verminderung der Transpiration nicht auffassen, da bei diesem Prozesse sehr verschiedene Ursachen mitwirken und, wie ich oben gezeigt habe, nicht nur äußere sondern auch innere erblich festgehaltene Eigentümlichkeiten dabei im Spiele sind. Es besteht also eine kleine Differenz der Ansichten zwischen Stahl und mir. Die Richtigkeit und Bedeutung seiner Entdeckung, daß mit fallendem Lichtgenuß der Laubbäume die Wurzelverpilzung, welche bei Waldbäumen mit niederem Lichtgenußminimum und manchen anderen Pflanzen sich bis zur ausgesprochenen Mykorhizenbildung steigert, immer mehr Macht über die Ernährung der Pflanze gewinnt, wird durch die berührte Meinungsverschiedenheit nicht alteriert. —

Stark transpirierende Gefäßpflanzen entziehen dem Humusboden wegen ihres hohen Wasserbedarfs die Nährsalze in viel höherem Maße als schwach transpirierende Gefäßpflanzen. Die im Humusboden stets reichlich wuchernden Pilze eignen sich die in demselben enthaltenen mineralischen Natursalze sehr rasch an. Wenn also auf humusreichem Boden schwach transpirierende Gefäßpflanzen wachsen, so sind sie der in solchem Boden wuchernden Pilzvegetation gegenüber im Nachteil. Indem aber solche schwach transpirierenden Gefäßpflanzen, welche im Konkurrenzkampf um die Bodensalze im Vergleiche zu den Pilzen die schwächeren sind, mit letzteren ein Genossenschaftsverhältnis eingehen, wie ein solches in der Wurzelsymbiose tatsächlich vorliegt, so wird dasselbe den Pilzen keinen Schaden zufügen, wohl aber der Gefäßpflanze zum Nutzen gereichen. Das Streben der Gewächse nach Sicherung genügender Bodennahrung durch Vermittlung der Pilze auf dem Wege der Symbiose, bildet nach Stahl den Sinn der Mykorhizenbildung. Hiermit im Einklange steht die Tatsache, daß für stark transpirierende Gewächse die Wurzelsymbiose entbehrlich wird. Wenn aber trotz hohen Lichtgenusses eine in der Organisation der Pflanze begründete zu geringe Transpiration die Aufnahme der Bodennahrung erschwert, wie dies z. B. bei den Ericaceen der Fall ist, wird die Mykorhizenbildung solchen Pflanzen, selbst wenn sie auf starkes Licht angewiesen sind, doch zum Vorteil gereichen können.

Neunter Abschnitt.

Das spezifische Grün des Laubes der Holzgewächse innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses.

Schon einer flüchtigen Beobachtung kann es nicht entgehen, daß manche Holzgewächse ein charakteristisches Grün ihres zur vollen Entwicklung gelangten Laubes zur Schau tragen. Ich erinnere an das dunkle, fast schwarze Grün der Tannen und Eiben, an das Laub der Erlenarten, denen man nach der Farbe ihrer Blätter den Namen Schwarzerle (*Alnus glutinosa*), Grünerle (*A. viridis*) und Grauerle (*A. incana*) gegeben hat, oder an die in den tropischen Gärten und Anlagen so häufig kultivierte *Pisonia alba*, deren Speziesname an die fast weiße Farbe ihres glatten Laubes erinnert.

Wie die nachfolgend mitgeteilten Untersuchungen lehren werden, ist dem Laube jeder Pflanzenart im großen ganzen ein spezifisches Grün eigentümlich, etwa in demselben Sinne, wie ihre Blattgestalt eine besondere ist. Diese Erscheinung ist um so merkwürdiger, als sie nur zustande kommen kann durch eine gewisse Konstanz der Chlorophyllmenge im Zusammenwirken mit ebenfalls konstanter Ausbildung von begleitenden, auf die Laubfarbe einwirkenden Faktoren. Diese konstante Laubfarbe der Pflanzenarten erscheint uns als eine bisher übersehene oder doch nicht entsprechend gewürdigte Form der ererbten Eigenschaften der Pflanzenformen, welche gleich allen anderen auf das durch Enharmonie in Schranken gehaltene Beharrungsvermögen der Lebewesen beruht[1].

Daß diese Frage früher nicht auftauchte, ist wohl in der Alltäglichkeit der Erscheinung begründet. Was uns immer umgibt und deshalb von uns gewohnheitsgemäß immer geschaut wird, reizt nur wenig zu wissenschaftlicher Ergründung; seltene oder frappante, überhaupt außerhalb des Rahmens des Gewöhnlichen liegende Dinge üben, wie die Geschichte der Wissenschaften lehrt, auf die Wahl von Forschungsproblemen eine weitaus stärkere Anziehungskraft aus[2].

[1]) Vgl. den Punkt 1 der Zusammenfassung der Resultate dieses Abschnittes.
[2]) S. hierüber Clausius, Meteorologische Optik (1850).

Um die Frage, ob und inwieweit jede Pflanzenart eine konstante Laubfarbe zur Zeit völliger Ausbildung besitzt, einer befriedigenden Lösung entgegenführen zu können, ist es erforderlich, methodisch vorzugehen und sich zunächst einer verläßlichen Vergleichsskala zu versichern, ferner auf alle jene Momente zu achten, welche zur Hervorbringung der Farbe beitragen. Manches Detail läßt sich wohl auch schon ohne Vergleichsskala finden, z. B., ob die Blätter einer Baumart, oder noch enger eingeschränkt, eines Baumindividuums im ausgebildeten Zustande miteinander in der Farbe übereinstimmen, ob die Färbung eines Blattes homogen ist oder nicht, ob die Sonnenblätter eines Baumes intensiver gefärbt sind als die Schattenblätter oder umgekehrt, u. a. m. Aber schon um zu konstatieren, ob das völlig herangewachsene Blatt, während es normal funktioniert, seinen Farbenton beibehält, ist die Benützung einer verläßlichen Farbenskala erforderlich. Und manche andere Details, welche in unserer Frage zu ermitteln sind, erheischen ebenfalls einen solchen Behelf.

Nach mancherlei fruchtlosen Versuchen, bei welchen auch die spektrale Prüfung herangezogen wurde, fand ich in der bekannten, namentlich von Mineralogen häufig benützten internationalen Farbenskala von Radde[1]) ein für meine Studien sehr geeignetes Werkzeug. Dieselbe enthält in systematischer Anordnung 900 Farbentöne, von welchen 280[2]) auf Grün fallen. Bei einiger Aufmerksamkeit läßt sich ermitteln, welchem Farbenton ein zu prüfendes Grün eines Blattes entspricht. Ich will gleich bemerken, daß sehr oft ein bestimmtes Grün in der Skala nicht zu finden ist und man nur angeben kann, zwischen welchen Skalentönen die gesuchte Farbe liegt. Aber dies spricht nicht gegen die Brauchbarkeit der Skala, sondern zeigt nur, wie außerordentlich verschieden die grünen Töne sind, welche das Laub der verschiedenen Pflanzen charakterisieren und daß die Mannigfaltigkeit der in der Blattfarbe der verschiedenen Pflanzenarten auftretenden Nuancen durch die Zahl der Skalentöne der Raddeschen Farbenskala nicht erschöpft werden. Immerhin ist man imstande, mit Zuhilfenahme der Raddeschen Skala 560 grüne Töne mit Sicherheit zu unterscheiden, indem man nicht nur auf die Skalentöne, sondern auch auf je einen zwischen zwei zunächst benachbarten Skalentönen liegenden Ton Rücksicht nimmt.

Wie schon der Titel dieses Abschnittes besagt, beschränke ich mich im vorliegenden Werke auf die Prüfung der Holzgewächse

[1]) S. oben S. 13.

[2]) Die Raddesche Tafel enthält von Grasgrün, Gelbgrün und Blaugrün je 60, von Gelb im Übergang zu Gelbgrün 40, von Grüngrau, Blaugrüngrau und Gelbgrüngrau je 20, also im ganzen 280 Töne.

in bezug auf die Frage des Ergrünungsgrades des Laubblattes, und zwar aus folgenden Gründen. Jeder Baum oder Strauch gedeiht in der Regel innerhalb der Grenzen seines Lichtgenusses und bietet uns eine große Zahl von Blättern dar, welche gestatten, an einem und demselben Individuum eines Holzgewächses zu prüfen, inwieweit das Laubblatt einem stationären Grün, also einem konstanten Farbenton zustrebt. Schwieriger ist es, bei kraut- oder staudenartigen Gewächsen diese Verhältnisse zu studieren, wo die Grenzen des Lichtgenusses aus zahlreichen Individuen abgeleitet werden müssen, welche auf verschiedenen, oft weit voneinander entfernten Standorten vorkommen und zudem gewöhnlich nur eine kleine Zahl von Blättern in den Vergleich einbezogen werden kann. Es entstehen hier Komplikationen, welche bei Holzgewächsen nicht, oder doch nicht in demselben Maße vorkommen. Doch werde ich gelegentlich auch auf analoge, bei krautigen Pflanzen zu beobachtende Erscheinungen Rücksicht nehmen. Die genaue Prüfung dieser Verhältnisse bei krautigen Gewächsen bleibe späteren Untersuchungen vorbehalten. Von vornherein läßt sich erwarten, daß die Verhältnisse bei krautigen Gewächsen keine anderen sein werden als bei Holzgewächsen. Es sind, wie ich darlegte, nur Gründe der Methode, welche mich veranlaßten, mein Thema einzuschränken.

Im Beginne der Entwicklung ist das Blatt farblos, später wird es gelblich, hierauf schwach grünlich und es stellt sich erst später unter normalen Entwicklungsverhältnissen eine mehr oder minder weitgehende Sättigung der grünen Blattfarbe ein. All dies erkennt man mit freiem Auge ohne weitere Hilfsmittel und all dies ist ja lange und jedermann bekannt.

Durch zahlreiche Beobachtungen wurde ich zu dem Satze geführt, daß die Farbe des Laubes der sommergrünen Gewächse sich solange ändert, nämlich die Stärke des Grüns zunimmt, als das Wachstum des Blattes anwährt. Dann tritt ein stationärer Zustand in der Sättigung des Grüns ein, welcher während der normalen Funktion des Blattes sich in der Regel konstant erhält, aber auf zweierlei Weise eine Veränderung erfahren kann: entweder durch zu starke Sonnenbeleuchtung oder durch zu starke Beschattung. Ersteres geschieht entweder beim Maximum des Lichtgenusses oder über demselben, letzteres in der Nähe oder unterhalb des Minimums des Lichtgenusses, während — nach bisherigen Beobachtungen — bei mittlerer Beleuchtung, man darf wohl auch sagen beim Optimum des Lichtgenusses, der stationäre Zustand so lange beibehalten zu werden scheint, als die normale Funktion des Laubblattes anwährt. Nähere Details folgen unten. Hier handelte es sich ja bloß um eine vorläufige Orientierung.

Die immergrünen Holzgewächse zeigen im großen ganzen ein anderes Verhalten. Hier erlischt gewöhnlich nach Beendigung des Blattwachstums nicht die Fähigkeit, ein tieferes Grün anzunehmen. Höchst auffällig tritt uns diese Erscheinung bei den immergrünen Koniferen entgegen. Man nehme einen Zweig der Tanne (*Abies pectinata*) und vergleiche am Ende der Vegetationsperiode den heurigen mit dem vorjährigen Trieb: die Blätter des ersteren sind auffällig heller grün, als die des letzteren. Daß anfänglich und bis in den Sommer hinein die jungen Triebe viel lichter grün oder gelblich grün sind im Vergleiche zu den Nadeln des Vorjahres und der früheren Entwicklungsepochen, ist eine auffällige und jedermann bekannte Erscheinung. Wie langsam das Ergrünen der Blätter des jüngsten Triebes namentlich in sehr hellem Tageslichte bei den immergrünen Koniferen fortschreitet, habe ich früher schon mitgeteilt und zu erklären versucht [1]). Ich habe aber nirgends die Beobachtung verzeichnet gefunden, daß nach Abschluß der Vegetationsperiode das Grün der letzten Jahrestriebe jenes der älteren noch nicht erreicht hat. Noch auffallender als bei der Tanne ist dieser Unterschied im Grün bei der jetzt in unseren Gärten so häufig kultivierten *Picea pungens* zu sehen. Befreit man am Ende der Vegetationsperiode die heurigen Triebe von dem »Reif« (Wachsüberzug), so sieht man trotz der Entfernung des Reifs, welcher die Nadeln der junge Sprosse so licht gefärbt erscheinen läßt, diese weitaus heller als alle alten Nadeln. Die verschiedenen wintergrünen Koniferen zeigen diese Erscheinung in verschiedenem Grade; die Fichte (*Picea excelsa*) weniger scharf als die Tanne. Die Kiefern (*Pinus Laricio* und *sylvestris*) in noch geringerem Grade. Man sieht, daß das stationäre Grün sich bei diesen immergrünen Koniferen an den einjährigen Trieben am Ende der ersten Vegetationsperiode noch nicht eingestellt hat. Ich komme auf diesen Gegenstand weiter unten näher zurück. Auch diese bezüglich der wintergrünen Koniferen und anderen immergrünen Holzgewächse vorgebrachten Bemerkungen sollen ja nur zur vorläufigen Orientierung dienen und darauf hinweisen, daß die immergrünen Holzgewächse im großen ganzen sich bezüglich des Eintrittes des stationären Grüns ihrer Blätter anders als die sommergrünen verhalten.

Ich sage nicht ohne Absicht: im großen ganzen. Wie sich eine absolut scharfe Grenze zwischen sommergrünen und immergrünen Gewächsen nicht ziehen läßt und beide Kategorien durch Übergänge verbunden sind, so zeigen sich in bezug auf die Entwicklung des

[1]) Wiesner, Einrichtungen zum Schutz des Chlorophylls (1876).

Laubgrüns zwischen sommergrünen und immergrünen Holzgewächsen mancherlei Übergänge, so zwar, daß bei manchen sommergrünen Gewächsen der Eintritt des stationären Grüns noch etwas über das Wachstum des Blattes hinausreicht und bei manchen wintergrünen sich verhältnismäßig bald nach Beendigung des Wachstums einstellt. Ich will gleich anführen, daß bei der Buche, welche sich bekanntlich schwer entblättert, die Zunahme des Chlorophyllfarbstoffes noch einige Zeit anwährt, nachdem das Blatt seine maximale Größe schon erreicht hat.

Es sei gleich an dieser Stelle bemerkt, daß die wintergrünen Gewächse während der Ruheperiode selbstverständlich an Chlorophyll nicht zunehmen, daß aber, durch die Kälte allein oder in Verbindung mit Licht, eine partielle Zerstörung des Chlorophylls stattfinden kann und tatsächlich nicht selten stattfindet, so daß mit Frühlingsbeginn die jüngsten Triebe, nämlich die einjährigen, gleichviel oder weniger Chlorophyll besitzen, als sie im Herbste enthielten. Über die während des Winters in den Nadeln der Koniferen vorsichgehende Umbildung und Zerstörung des Chlorophylls liegen mehrfache ältere Beobachtungen vor. Zuletzt ist dieser Gegenstand in einer umsichtig geführten Untersuchung von G. Haberlandt[1]) erörtert worden.

Ein sehr instruktiver Fall der Vergilbung von Koniferennadeln infolge von Kälte wurde während des letzten Winters im Wiener pflanzenphysiologischen Institute beobachtet und von Fräulein Cäcilie Stein beschrieben. Eine zehnjährige Tanne wurde anfangs Dezember im Walde ausgegraben und sollte in den Garten verpflanzt werden. Bevor aber der Baum noch versetzt werden konnte, war er starker Winterkälte ausgesetzt und die jungen Triebe nahmen dabei innerhalb weniger Tage eine gelbe Farbe an. Solche durch Frost beschädigte, mit gelben Nadeln besetzte Zweige wurden abgeschnitten, in Wasser gestellt und ins Gewächshaus gebracht, wo sich bei einer Temperatur von 18—20° C alsbald ein frisches Ergrünen der Zweige einstellte. Die vergilbten Nadeln des inzwischen in Gartengrund gepflanzten Baumes hatten im Frühlinge wieder etwa die Farbe angenommen, welche sie im Herbste besaßen. Eine weitgehende Zerstörung der Chlorophyllkörner hatte in den vergilbten Nadeln nicht stattgefunden, ein kleiner Teil der Chlorophyllkörner war allerdings zugrunde gegangen. Eine Neubildung von Chlorophyllkörnern hat zum mindesten in größerem Maßstabe nicht stattgefunden. Plastiden, aus welchen Chlorophyllkörner hätten hervorgehen können, konnten nicht nachgewiesen werden. Eine Neubildung von Chlorophyllkörnern aus herangewachsenen Chlorophyllkörnern soll nicht in

[1]) G. Haberlandt, Winterfärbung ausdauernder Blätter (1876).

Abrede gestellt werden, obwohl eine solche mit Sicherheit nicht festgestellt werden konnte. Das neue Ergrünen dieser vergilbten Nadeln ist bei der in Rede stehenden Tanne, wenn nicht gänzlich, so doch der Hauptsache nach auf eine Neubildung des Chlorophyllpigments in den Chlorophyllkörnern zurückzuführen [1]).

Infolge stärkeren Frostes kommt es also vor, daß ein Teil des in den Koniferennadeln enthaltenen Chlorophyllpigments der Zerstörung verfällt, das erst in der nächsten Vegetationsepoche regeneriert wird. Nichtsdestoweniger kann man die Beobachtung machen, daß im Durchschnitte die Nadelfarbe der einjährigen Triebe im Beginn der nächsten Vegetationsperiode sich mehr jener der älteren Triebe nähert, als dies am Schlusse der vorangegangenen Vegetationsperiode der Fall war. Dieses Verhalten erklärt sich aus einer während des Winters stattgefundenen relativ stärkeren Zerstörung des gelben Begleitfarbstoffes des Chlorophylls, des Xanthophylls. Die Verminderung des Xanthophylls bei Gleichbleiben des Chlorophyllgehaltes läßt das Grün der betroffenen Nadeln stärker hervortreten. Wir werden später auch sehen, daß der Unterschied in der Farbe der heurigen und der älteren Nadeln z. T. wenigstens auf einen Unterschied im Xanthophyllgehalt zurückzuführen ist: die jüngeren Nadeln sind relativ reicher an Xanthophyll als die älteren.

Farbe und Chlorophyllgehalt des Blattes. Die Kenntnis der Farbe des Laubblattes ist an und für sich von Wert, da sie uns, namentlich im stationären Zustande, einen bestimmten Charakter des Blattes offenbart. Sie hat aber auch ihre besondere physiologische Bedeutung. Aus beiderlei Gründen ist es wünschenswert, sie methodisch zu prüfen.

Die Farbe des Laubblattes steht aber auch in einem hier näher zu betrachtenden Verhältnis zu seinem Chlorophyllgehalt, womit indes nicht gesagt sein soll, daß einer bestimmten Laubfarbe auch immer ein bestimmter Chlorophyllgehalt entsprechen müsse. Dies kann schon deshalb nicht richtig sein, weil die Totalfarbe des Blattes außer vom Chlorophyllgehalt noch von anderen Verhältnissen abhängt.

---

[1]) Daß bei ausgewachsenen Blättern immergrüner Holzgewächse ein Fortschreiten des Ergrünens auch unter Neubildung von Chlorophyllkörnern stattfinden könne, wurde durch eingehende mikroskopische Studien von Valentin Vouk im pflanzenphysiologischen Institute für den Efeu konstatiert. Es wurde gefunden, daß bei ausgewachsenen aber noch lange nicht vollkommen ergrünten Blättern dieser Pflanze eine Teilung der Chlorophyllkörner stattfindet. Prof. K. Mikosch teilte mir mit, daß er sowohl bei im Wachstum begriffenen, als auch bei ausgewachsenen Nadeln von *Pinus Laricio* und *P. montana* Zweiteilung von Chlorophyllkörnern wahrgenommen hat. Hingegen gelang es ihm nicht bei ausgewachsenen Nadeln der Fichte (*Picea excelsa*) Teilungsstadien nachzuweisen.

Um dies drastisch zu demonstrieren, diene folgendes Beispiel. Es wurden die dicken Blätter von *Agave americana* mit dünnen Blättern einer anderen Pflanze verglichen, welche dieselbe Laubfarbe hatte. Es waren dies die Blätter einer Bambusaart. Auf gleiches Lebendgewicht bezogen, verhielten sich die Chlorophyllmengen dieser beiden Blattarten beiläufig wie 1 : 8[1]). Eine größere Übereinstimmung im Chlorophyllgehalt erhält man, wenn man gleich dicke und gleichgefärbte Blätter verschiedener Pflanzenarten miteinander vergleicht. Noch genauere Übereinstimmungen im Chlorophyllgehalt ergeben sich, wenn man gleichgefärbte Blätter derselben Pflanzenart miteinander kolorimetrisch vergleicht. Gerade dieses Ergebnis ist in unserer Frage von Wichtigkeit. Unter bestimmten Voraussetzungen können wir also aus der Blattfarbe auf Zu- oder Abnahme bzw. auf eine konstant gebliebene Chlorophyllmenge schließen. Der größeren Sicherheit halber ist aber hierbei auch auf die Menge des begleitenden Xanthophylls zu achten, welche selbstverständlich auf die Laubfarbe Einfluß nimmt. Die relativen Xanthophyllmengen können bekanntlich durch Ausschüttlung (mit Benzol) aus dem Rohchlorophyll und sodann kolorimetrisch bestimmt werden.

Gleichmäßiges und ungleichmäßiges Ergrünen der Laubblätter. Mit der Entwicklung des Laubblattes geht ein sukzessives Ergrünen desselben einher. In der Regel erfolgt dieses Ergrünen nicht gleichmäßig. Soviel ich gesehen habe, ist die Spitze des Blattes hierbei den anderen Teilen voraus. Beim Anblick des ganzen Blattes fällt dies nicht auf. Wenn man aber die Spitze abschneidet und mit den tiefergelegenen Teilen des Blattes vergleicht, so ergibt sich häufig ein beträchtlicher Unterschied in dem angeführten Sinne.

Bei vielen Holzgewächsen wird diese Ungleichmäßigkeit im Ergrünen ausgeglichen und damit ist, wenigstens bei den sommergrünen Holzgewächsen, gewöhnlich der stationäre Zustand erreicht. Es ist der gewöhnliche Fall, den man beispielsweise bei der Buche, Hainbuche, Linde, Ulme, Ahorn, *Evonymus verrucosa*, findet. Seltener

[1]) Nach Untersuchungen, welche Fräulein Cäcilie Stein in der chemischen Abteilung des pflanzenphysiologischen Institutes der Wiener Universität unter Leitung des Herrn Dr. V. Grafe ausführte, verhält sich die Chlorophyllmenge (Rohchlorophyll) des Agaveblattes zu dem des Bambusablattes, auf Lebendgewicht bezogen, wie 1 : 8.34. Nach Ausschüttlung mit Benzol wurde für Reinchlorophyll das Verhältnis 1 : 6.30 gefunden. Die quantitative Bestimmung wurde kolorimetrisch ausgeführt. Die beiden Blätter, nach der Raddeschen Skala bestimmt, wiesen den gleichen Farbenton auf, nämlich: grasgrün, Kardinalton 13 h. Gleichfarbige Nadeln verschiedener Sprosse der Tanne und auch verschiedener Tannenbäume ergaben hingegen, auf Lebendgewicht bezogen, stets den gleichen Chlorophyllgehalt.

bleibt im stationären Zustande die Spitze dunkler, z. B. bei *Polygonum sachalinense*, *Sambucus nigra*, *Cornus mas*, *Ligustrum vulgare*. Bei noch nicht herangewachsenen Blättern von *Acer campestre*, *Ailanthus glandulosa* usw. sind die Blattspitzen auffällig dunkel, aber nicht infolge größerer Chlorophyllmengen, sondern infolge Auftretens von Anthokyan.

Konstanz und Variation der Laubfarbe. Der Einfachheit halber sehe ich hier und in der Folge von all jenen Laubblättern ab, welche vom normalen Blatte in der Farbe abweichen, nämlich uns nicht grün, sondern etwa rot, wie das Blatt der Blutbuche, erscheinen, desgleichen von Blättern, deren Grün durch Haarüberzüge schwach oder völlig gedeckt ist.

Gewöhnlich tritt, wenn das Blatt den Sättigungsgrad seines Grün erreicht hat, dem Beobachter eine erstaunliche Konstanz des erreichten Farbentones entgegen. Alle Blätter eines Baumes oder die verschiedenen Individuen derselben Baumart scheinen denselben Farbenton zu haben und erst durch genauen Vergleich, besonders mit Zuhilfenahme der Farbenskala ergeben sich — zumeist sehr geringfügige — Unterschiede.

Diese Unterschiede sind bei Gewächsen, welche keinen allzu großen Lichtintensitäten ausgesetzt sind, gewöhnlich so gut wie Null. Man kann dies fast an allen unseren Waldbäumen sehen, wenn sie als Unterholz im Walde vorkommen oder an schattensuchenden Sträuchern z. B. an *Evonymus verrucosus*. Dies deutet schon darauf hin, daß eine Veränderung im Laubgrün eines Baumes ihren Grund in zu großer Intensität des auf die Blätter fallenden Lichtes haben kann, indem eine partielle Zerstörung des Chlorophylls stattfindet. In der Tat findet man ungemein häufig, insbesondere im Hochsommer die Sonnenblätter eines Baumes blasser als die Schattenblätter. Die Änderung der Farbe kann aber noch einen anderen Grund haben: die partielle Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes in zu stark beschatteten Blättern[1]). An vielen Bäumen und Sträuchern kann man die Wahrnehmung machen, daß die Blätter mittlerer Beleuchtung ein sehr konstantes Grün besitzen, während die der Sonne ausgesetzten und die am tiefsten beschatteten weniger intensiv grün gefärbt sind.

Wenn man die Blätter eines Baumes (*Fagus silvatica*, *Carpinus betulus*, *Acer campestre*, *A. pseudoplatanus*, *Sambucus nigra*) auf das genaueste in bezug auf die Farbe prüft, so findet man, daß die Sache komplizierter ist, als es bei flüchtiger Betrachtung, bei welcher alle

[1]) Über Zerstörung des Chlorophylls insbesondere wachsender Pflanzenteile s. Wiesner, Licht und Chlorophyll (1874).

Blätter gleichfarbig aussehen, der Fall zu sein scheint. Wenn die Blätter dieser Bäume völlig ausgewachsen sind, so zeigt sich ein Unterschied je nach der Intensität des Lichtes, bei welcher sie sich entwickelt haben. Die im stärksten Lichte zur Entwicklung gekommenen Blätter, die sog. Sonnenblätter, sind satter grün als alle andern. Es kommt hier die bekanntlich von Stahl[1]) festgestellte histologische Charaktereigenschaft der Sonnenblätter zum Ausdruck. Dieselben besitzen ein reichlicher ausgebildetes Mesophyll, und namentlich das Palissadengewebe (Assimilationsparenchym), der Hauptträger des Chlorophylls, ist beträchtlich reichlicher als bei den Schattenblättern entwickelt. Unter dem Einfluß der durch höheren Sonnenstand bewirkten gesteigerten Lichtstärke tritt später eine partielle Zerstörung des Chlorophyllpigments ein und die Sonnenblätter nehmen eine hellere Farbe als die Schattenblätter an. Durch tiefe Beschattung der innersten Blätter verlieren diese gleichfalls einen Teil des Chlorophyllfarbstoffes, so daß man nunmehr in bezug auf die Nuancierung der Laubfarbe drei Kategorien von Blättern an jedem der genannten Bäume unterscheiden kann. Die Blätter, welche einem mittleren Lichtgenuß ausgesetzt sind, behalten ihr spezifisches Grün, so lange sie normal funktionieren, den ganzen Sommer hindurch und selbst länger. Hier kommt die spezifische Laubfarbe zum schärfsten Ausdruck. Die in der äußersten Peripherie des Baumes und im Innersten der Krone eingetretenen Farbenänderungen sind sekundärer Natur, da sie einerseits durch zu hohe, anderseits durch zu niedere Lichtstärke zustande gekommen sind. Ich werde weiter unten den jeweiligen Modus der Chlorophyllzerstörung näher erörtern. Es wird sich zeigen, daß manche Pflanzen so organisiert sind, daß selbst im stärksten ihnen dargebotenen Sonnenlichte keine Chlorophyllzerstörung stattfindet und andere, welche selbst im tiefsten Dunkel durch lange Zeiträume hindurch keine Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes zulassen.

In der Regel wird eine Annäherung an das konstante spezifische Grün des Laubes desto mehr ausgeprägt sein, je enger die Grenzen des Lichtgenusses sind; z. B. bei der Lärche (*Larix decidua*; $L = 1 - \frac{1}{5}$) oder der Birke (*Betula verrucosa*; $L = 1 - \frac{1}{9}$. Es wird ein durch die Beleuchtung verursachter Unterschied in der Laubfarbe desto mehr zum Vorschein kommen, je weiter die Grenzen des Lichtgenusses gezogen sind. Alle oben genannten Bäume, welche leicht ersichtlich zu machende Unterschiede in der Laubfärbung je nach der Beleuchtung

[1]) Licht und Ausbildung der Blätter (1883).

darbieten, sind dadurch gekennzeichnet, daß das Lichtgenußmaximum sehr weit vom Minimum abliegt, z. B. die Buche (*Fagus silvatica*), bei welcher das Maximum des Lichtgenusses = 1 ist, aber das Minimum $\frac{1}{60}$ (normaler Waldbaum) bis $\frac{1}{85}$ (gut kultivierter freistehender Gartenbaum) beträgt.

Die durch zu starkes oder zu schwaches Licht hervorgerufenen Unterschiede im Grün des Laubes der Holzgewächse sind verschieden. Sie zeigen sich schon in einem geringen Grade, wenn man verschiedene Individuen von Bäumen, Sträuchern oder anderen Gewächsen untereinander vergleicht. Bei gut kultiviertem *Buxus* (gewöhnliche dunkelgrüne nicht panachierte Form) sind die Unterschiede gering, schon deutlicher beim Flieder (*Syringa vulgaris*). Überhaupt findet man in der Kultur viel häufiger eine Verschiedenheit in der Tiefe des Grüns bei einem und demselben Holzgewächs als in der freien Natur. Manche Kunstfehler der Gärtner beruhen auf nicht richtiger Wahl des Ortes der Anpflanzung. Bei kraut- und staudenartigen Pflanzen begegnet man noch häufiger solchen Kunstfehlern. Wird beispielsweise *Vinca minor* in zu sonnigen Beeten angepflanzt, so verblassen die Blätter, um endlich zu vergilben und zugrunde zu gehen. Im Freien habe ich ein solches Vergilben bei der genannten Pflanze nie gesehen.

Indes kommen auch in der freien Natur Holzgewächse vor, bei welchen die Laubfarbe nach dem Beleuchtungsgrade selbst an einem und demselben Baumindividuum deutlich oder stark variiert. Ich wähle zur Erläuterung gleich den grellsten mir untergekommenen Fall: *Pisonia alba*. Auf diese sehr lichtblättrige Pflanze habe ich schon oben hingewiesen. Da die hier so weitgehende Verschiedenheit der Laubfärbung auf Zerstörung des Chlorophylls beruht, so scheint es mir passend, der Darstellung dieser merkwürdigen Erscheinung einige Bemerkungen über im Lichte erfolgende Zerstörung des Chlorophylls in lebenden Blättern vorauszuschicken.

Durch starkes Licht erfolgende Zerstörung des Chlorophylls kommt in Blättern oft vor und würde uns häufiger in grellen Formen entgegentreten, wenn in der Pflanze nicht mannigfache Einrichtungen getroffen wären, um die Zerstörung des grünen Farbstoffes zu verhindern[1]). Ich gehe hier auf die in grell beleuchteten Blättern eintretenden Veränderungen nur insoweit ein, als es sich um durch Lichtüberschuß hervorgerufene auffälligere Farbenänderungen handelt. Am lichtempfindlichsten ist das Chlorophyll in Jugendzuständen, wenn

[1]) Wiesner, Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls (1876).

die Menge des Pigments noch eine geringe ist. In diesem Zustande der Entwicklung ist das Blatt des Schutzes gegen zu starkes Licht am meisten bedürftig.

Es ergrünt das Blatt der Silberpappel (*Populus alba*) unter einem lichtdämpfend wirkenden Haarfilz, welcher in dem Augenblicke organisch abgeworfen wird, wenn die Chlorophyllkörner völlig ausgebildet sind. Das Blatt erscheint nunmehr tief grün gefärbt, die Chlorophyllkörner sind von einer selten dunkeln Farbe, da das Pigment sehr reichlich in denselben angesammelt ist. Aber gerade in einem solchen Zustande ist das Chlorophyllkorn dem Lichte gegenüber sehr resistent. Es verhält sich wie eine mit Chlorophyll gesättigte Lösung in fettem Öl, welche viele Stunden dem Sonnenlichte ausgesetzt, seine schwarzgrüne Farbe nicht ändert. So ist es auch nicht verwunderlich, daß die normal ausgebildeten Sonnenblätter der Silberpappel im starken Sonnenlichte ihre Farbe nicht ändern, während die Sonnenblätter der oben angeführten Bäume (Buche usw.), dem starken Lichte gegenüber selbst im ausgebildeten Zustand eine viel geringere Resistenz besitzen.

Die Blätter der meisten Koniferen ergrünen bekanntlich außerordentlich langsam, da sie, in ausgebildetem Zustande, fast jedes Lichtschutzes entbehren, so zwar, daß ein Teil des gebildeten Chlorophylls zerstört wird. Wenn man aber das Sonnenlicht an im Ergrünen begriffenen Sprossen von Tannen, Fichten usw. durch einen offenen Papierschirm abblendet, so tritt viel früher als bei den freiexponierten Jahressprossen ein starkes Ergrünen ein.

Ich übergehe andere naheliegende Beispiele[1]) und will gleich die extremen bei *Pisonia alba* vorkommenden Verhältnisse schildern.

In der Peripherie der Krone ist das Laub dieses charakteristischen Baumes fast weiß; je weiter man aber die Blätter in die Tiefe der Krone verfolgt, desto mehr gehen sie ins Gelbliche, Grünlichgelbliche und Grünliche über.

Ich kultivierte auf Java diesen Baum in Kübeln, stellte einzelne dieser Versuchspflanzen in den vollen Sonnenschein, während andere mehr oder weniger stark beschattet gehalten wurden. Die ersteren verhielten sich wie die in der Sonne stehenden, sonst normal kultivierten Bäume. Die anderen Bäumchen brachten ein desto stärker grüngefärbtes Laub hervor, je mehr das Sonnenlicht von ihnen abgehalten wurde. Die jungen, in diesem Zustande aufgerichteten Blätter enthalten in Entwicklung begriffene, deutlich grün gefärbte

[1]) Über Zerstörung der Chlorophyllkörner bei verschiedenen Pflanzen und in verschiedenen Entwicklungsstadien s. meine beiden oben zitierten diesbezüglichen Abhandlungen.

Chlorophyllkörner. Ein Unterschied im Aussehen dieser Chlorophyllkörner im Vergleich zu jenen, welche sich in den Blättern der Schattenbäumchen ausbildeten, war nicht zu bemerken. In diesem Entwicklungstadium sind die Chlorophyllkörner gegen starke Sonnenwirkung durch die aufrechte Lage der Blätter geschützt. Dies ändert sich aber sofort, wenn die Blätter, die fixe Lage annehmend, sich ausbreiten. Die Blätter der Sonnenpflanzen werden dann, infolge der Zerstörung des Chlorophylls gelblich und schließlich weißlich, da auch das Xanthophyll z. T. im gelben Lichte zerstört wird. Aber die Blätter der Schattenpflanzen werden nach Annahme der fixen Lichtlage grün. Bringt man die Sonnenbäumchen später in den Schatten, so werden die in der Sonne gebleichten, noch im Wachstum begriffenen Blätter mehr oder minder deutlich grün, während die schon völlig ausgewachsenen Blätter ihre gelbliche oder weißliche Farbe nicht mehr ändern. Man erkennt somit, daß *Pisonia alba* wohl seine noch ganz jungen Blätter vor Zerstörung des Chlorophylls durch das Licht bewahrt, daß aber das eben die fixe Lichtlage annehmende Blatt aller jener Einrichtungen entbehrt, welche dem Lichtschutze des grünen Pigmentes dienen. Deshalb das förmliche Ausbleichen der Blätter dieses Baumes im Sonnenlichte. Wenn die Pflanze dicht beblättert ist, so bildet das äußere gebleichte Laub gleichsam einen Schirm, unter dessen Schutz reichlich grüne Blätter zur Ausbildung gelangen. In sehr feuchten Gebieten, z. B. in Buitenzorg, wird der stark ombrophobe Baum armblätterig und es ist begreiflich, daß derselbe dann relativ reich an gelben oder weißen Blättern wird, insbesondere an sehr sonnigen Standorten. Da *Pisonia alba* eine sehr weitgehende Zerstörung des Chlorophylls verträgt, so entsteht die Frage, ob derselbe streng autotroph ist und ob derselbe nicht vielleicht den mykotrophen Charakter an sich trägt. Es erscheint sehr plausibel anzunehmen, daß er fakultativ mykrotroph ist, nämlich bei weitgehender Zerstörung des Chlorophylls diese Eignung, möglicherweise sogar saprophytische Eigenschaften annimmt. Doch darüber können erst besondere Untersuchungen Klarheit schaffen [1]).

Dem eben erörterten Falle, in welchem die Laubblätter im Sonnenlichte förmlich verbleichen, möchte ich nun einen anderen gegenüberstellen, in welchem gerade die peripheren Blätter am tiefsten grün gefärbt erscheinen und selbst in starkem Sonnenlichte ihre dunkle Laubfarbe lange beibehalten. Dieser Kategorie gehören an:

[1]) Ausführlich ist die Chlorophyllzerstörung von *Pisonia alba* und anderen *Pisonia*-Arten, desgleichen die Ombrophobie bez. Ombrophilie der *Pisonia*-Arten in meinen »Pflanzenphysiol. Mitteilungen aus Buitenzorg« II. und III. (1898) abgehandelt.

Pavia rubra, *Symphoricarpus racemosa*, *Jasminum nudiflorum* und mehrere *Lonicera*arten (*L. tatarica*, *xylosteum* usw.). Diese Gewächse haben ein hochgelegenes Maximum. Trotz der starken Sonnenbeleuchtung, welcher das Laub dieser Bäume und Sträucher ausgesetzt ist, sind die äußersten Blätter satter grün als die inneren. Der Unterschied im Grün ist ein verschiedener, meist ein geringer. Durch lange anwährende Insolation blassen die äußeren Blätter etwas weniger ab, so daß dann häufig, namentlich wenn der Unterschied in der Färbung des äußeren und inneren Laubes ein geringer ist, die ganze Laubmasse das gleiche Grün zur Schau trägt. Die Chlorophyllkörner der Blätter dieser Holzgewächse sind sehr reich an Pigment und dies ist der Grund, weshalb sie fast gar nicht durch die Wirkung starken Sonnenlichtes geschädigt werden.

Es schien mir nicht ohne Interesse *Pavia rubra* in bezug auf das Grün mit zwei nahe verwandten Baumarten zu vergleichen, nämlich mit *Aesculus hippocastanum* und *A. flava*. Alle drei habe ich nur als kultivierte Bäume beobachtet. Die zuletzt genannte Art weicht am meisten von *Pavia rubra* ab. Ihr Laub ist so lichtempfindlich, daß alle Sonnenblätter unter dem Einflusse der direkten Strahlung viel heller werden, als die Schattenblätter. Erstere verblassen in toto, obgleich sie, den panphotometrischen Charakter annehmend, sich durch Konkavwerden der Oberseiten gegen die Wirkung der direkten Strahlung wehren. Im Vergleich zu *Pavia rubra* und *Aesculus flava* verhält sich *A. hippocastanum* intermediär. Doch kann man an diesem Baume an dem nach Süden exponierten Laube die Wahrnehmung machen, daß an jedem Blatte die stärker bestrahlten Blättchen im Vergleiche zu den weniger stark bestrahlten erkennbar verblassen. An diesem Baume sind stets die großen Blättchen des zusammengesetzten Blattes nach außen, die kleinen nach innen gewendet; die ersteren sind infolgedessen stärker und länger bestrahlt als die letzteren. Diese großen nach außen gewendeten Blättchen sind es nun, welche relativ stark im Sonnenlichte verblassen.

Das Laub der Holzgewächse ist, wie man sieht, in verschiedenem Maße ausgerüstet, sein Chlorophyll zu erhalten, und im großen ganzen wird dieses Ziel, nämlich jeder Art eine bestimmte Chlorophyllmenge zu sichern, in einer merkwürdigen Weise erreicht. Hierzu tragen jene Schutzeinrichtungen bei, welche namentlich im Entwicklungsgange der Blätter sich einstellen. Doch scheinen auch Ausrüstungen zu bestehen, welche einem schon ausgebildeten Blatte zugute kommen, um seine Farbe zu erhalten. Ich erinnere an das Blatt von *Fagus silvatica*. Die Sonnenblätter sind entsprechend ihrem von Stahl aufgeklärten anatomischen Baue, worauf ich schon oben aufmerksam

machte, reicher an Chlorophyll als die Schattenblätter. Sie sind anfangs auch dunkler grün als diese; später können sie sogar durch partielle Zerstörung des Chlorophylls noch blasser werden als die Schattenblätter. Ihr anatomischer Bau befähigt, sie diesen Verlust an Chlorophyll weit hinauszuschieben oder (an der Nordseite des Baumes) sogar hintan zu halten.

Einige Beispiele mögen die wichtigsten Typen des Stationärwerdens der Laubfarbe zur Anschauug bringen.

Ruscus aculeatus. Es wurden zahlreiche Pflanzen, sowohl wildwachsende als kultivierte untersucht, wobei sich eine höchst auffallende Konstanz der Färbung der Phyllokladien ergab. Wenn diese Organe das Maximum ihres Ergrünungszustandes erreicht haben, weisen Ober- und Unterseite genau denselben Farbenton auf. Eben herangewachsen ist der Farbenton nach der Raddeschen Skala: Grasgrün, Kardinalton, 13 g—h. Im völlig ergrünten Zustande ist der Farbenton Gr. Kard. 13 e—f[1]).

Buxus sempervirens. Gewöhnliche, dunkelgrüne Gartenform. Die Grenzen des Lichtgenusses dieses Holzgewächses sind die weitesten, die bisher an Bäumen und Sträuchern der gemäßigten Zone beobachtet wurden, nämlich $1 - \frac{1}{103}$. Die peripheren Blätter empfangen bei uns zu Mittag eine Lichtstärke bis 1.5 (Bunsen), während die innersten Blätter nur einer täglichen maximalen Lichtstärke von höchstens 0.14 ausgesetzt sind. Ein Unterschied in der stationär gewordenen Färbung der äußersten und der innersten Blätter ist in der Regel nicht erkennbar und schwankt zwischen Gr. Kard. 13 e und f. Das stationär gewordene Grün ist also auch bei dieser Pflanze sehr konstant. Doch hat man zu beachten, ob nicht durch starke Besonnung und gleichzeitige große Bodentrockenheit sich eine Veränderung einstellt, welche mit Hitzelaubfall endet. In diesem Falle geht die Blattfarbe auf Gelbgrün zurück, sodann auf Gelb, worauf der Hitzlaubfall sich vollzieht.

Taxus baccata. Es wurden zahlreiche Bäume und Sträucher von Wien und weiterer Umgebung untersucht. Die jungen Blätter sind gelb bis gelbgrün, bei höchstem Sonnenstande (Ende Juni) Gr. K. 13 o—p, also noch blaßgrün. Die zweijährigen Nadeln sind sehr dunkelgrün, nämlich Gr. Kard. 13 f. Die dreijährigen Nadeln sind beinahe schwarzgrün, entsprechend Gr. Kard. 13 d. Manchmal wird dieser Farbenton schon im zweiten Jahre erreicht.

---

[1]) Durch die Beziehung e—f und g—h soll nicht gesagt sein, daß der Ton zwischen e und f, bez. g und h schwanke, sondern als konstanter Ton zwischen e und f, bez. g und h liege.

Fagus silvatica

10. Mai	Sonnenbl.	Gr.	Kard.	13 i—k	10. Mai	Schattenbl.	Gr.	Kard.	13 l
16. „	„	„		13 f—g	16. „	„	„		13 i—k
25. „	„	„		13 d	25. „	„	„		13 i
31. „	„	„		13 d	31. „	„	„		13 h
24. Juni	„	„		13 e	24. Juni	„	„		13 g
					28. „	„	„		13 e—f
					3. Juli	„	„		13 h—i

Am 24. Juni war das Sonnenblatt bereits lichter geworden; es begann bereits die Zerstörung des Chlorophylls.

Am 3. Juli begann das Schattenblatt bereits lichter zu werden.

Die Sonnenblätter waren einem Lichtgenuß = 1, die Schattenblätter einem Lichtgenusse = $\frac{1}{55}$ ausgesetzt, also dem Minimum schon nahe. Während der ganzen Beobachtungszeit blieben Blätter der Krone, welche einem Lichtgenuß von $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$ ausgesetzt waren, nachdem sie Gr. Kard. 13 e—f erreicht hatten, im Farbenton unverändert.

Lonicera xylosteum eben ausgewachsene Sonnenbl.: Gr. Kard. 13 c—d
„ „ Schattenbl.: „ 13 e—f.

Bis Ende Juni hatte sich im Verhältnis der Farbentöne nichts geändert. Später trat ein schwaches Abblassen der Sonnenblätter ein, etwa auf d, so daß diese doch noch dunkler erschienen als die Schattenblätter. Endlich glich sich auch dieser Unterschied aus.

Jasminum nudiflorum. Sehr konstant ist häufig das Grün der Blattunterseite, in einzelnen Fällen noch konstanter als das Grün der Blattoberseite, wofür dieser in Wien kultivierte Strauch ein ausgezeichnetes Beispiel liefert. Bis tief in den Sommer hinein sind bei diesem Strauche die am meisten besonnten Blätter am tiefsten grün (Grasgrün Kard. 13 c), die beschatteten und von der Sonne gar nicht getroffenen, die tief im Busche liegenden Blätter sind heller grün (bis Grasgrün Kard. 13 g—h). Aber die Unterseite aller Blätter des Strauches besitzt zur Zeit, wann die Oberseite das stationäre Grün erreicht hat, den gleichen hellgrünen Farbenton (Grasgrün Kard. 13 g—r).

Sambucus nigra diene als Beispiel für ungleiche Färbung an verschiedenen Teilen desselben Blattes. Nachdem der stationäre Zustand erreicht wurde, ergab sich

Spitze des Blattes: grasgrün, im Übergang zu blaugrün 14 d
Mitte des Blattes: „ „ „ „ „ 14 k
Basis: „ „ „ „ „ 14 l—m.

Pinus Laricio, nach Beobachtungen, welche Cand. phil. Paul Fröschel anstellte.

Am 8. Mai. Einjähr. Blätter Basis: grasgrün. Kardinalton 13r—s
„ „ „ „ „ Mitte: „ „ 13g—h
„ „ „ „ „ Spitze: „ „ f.

Gleichzeitig wurden auch die vorjährigen Nadeln untersucht, welche bereits sehr gleichmäßig gefärbt waren: grasgrün, Kardinalton 13c—d.

Die bisher mitgeteilten Beobachtungen über Konstanz beziehungsweise Veränderlichkeit der Laubfarbe wurden — wenn man von den mit *Pisona alba* vorgenommenen Kulturversuchen absieht — direkt in der freien Natur angestellt. Es folgen nun die Resultate einer experimentellen Prüfung, welch letztere den Zweck hatte, zu zeigen, wie sich die Laubfarbe ausbildet, wenn den betreffenden Pflanzen während ihrer Entwicklung im Versuche verschiedene, aber im Mittel konstante Anteile des Gesamtlichtes dargeboten werden.

a) Versuche mit *Lepidium sativum*.

Bei diesen Versuchen handelt es sich zunächst um den Grad des Ergrünens ein und derselben Pflanze bei verschiedener Lichtintensität, vor allem innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses, aber auch unterhalb des Minimums des Lichtgenusses, ferner um die Geschwindigkeit des Ergrünens bei den genannten Lichtverhältnissen. Es ist von vornherein anzunehmen, daß das Wesentliche der zu studierenden Erscheinungen bei krautigen Pflanzen in derselben Weise wie bei Holzgewächsen erfolgt; deshalb habe ich, namentlich der Einfachheit der Versuchsanstellung wegen, die Kresse zu meinen diesbezüglichen Hauptversuchen verwendet.

Die Aussaat erfolgte am 17. Mai (1906) in zehn Töpfen, welche an zehn verschiedenen Standorten aufgestellt wurden. Abgesehen von der verschiedenen Beleuchtung befanden sich die Pflänzchen unter möglichst gleichen äußeren Vegetationsbedingungen.

Nach acht Tagen (am 25. Mai) erfolgte die Prüfung der Pflänzchen, welche folgendes Resultat ergab.

Lichtstärke des Standortes	Farbe der Kotyledonen	Farbenton nach Raddes Skala		Mittlere Länge der Hypokotyle
1[1])	grün	grasgrün, Kardinalton 13	13i	1.5 mm
$\frac{1}{2}$	tiefgrün	„	13l	3·5

[1]) In Bunsenschem Maße ausgedrückt betrug das Maximum der Lichtintensität an diesem Standorte (freie Exposition) zu Mittag an den Beobachtungstagen 1.100.

Lichtstärke des Standortes	Farbe der Kotyledonen	Farbenton nach Raddes Skala		Mittlere Länge der Hypokotyle
$\frac{1}{4}$ [1]	tiefgrün	grasgrün, Kardinalton 13	13 l	6.8 mm
$\frac{1}{10}$	tiefgrün	„	13 l	15.6
$\frac{1}{30}$	grün	„	13 p—q	28.0
$\frac{1}{100}$	gelblichgrün	gelbgrün, erster Überg. zu grasgrün	11 l—m	50.5
$\frac{1}{1000}$	schwach gelblichgrün	Kardinalton gelbgrün	10 r	55.2
$\frac{1}{2000}$	gelb, Stich ins grünliche	gelb, erster Übergang nach gelbgrün	8 n—o	64.2
$\frac{1}{2500}$	rein gelb [2]			65.2
$\frac{1}{\infty}$	(dunkel) reingelb			65.6

Der Lichtgenuß von *Lepidium sativum* beträgt $1 - \frac{1}{10}$. Zwischen diesen Grenzen des Lichtgenusses blüht, fruchtet die Pflanze und bringt keimfähige Samen hervor. Bei $\frac{1}{30}$ und darunter gehen die Pflanzen rasch ein. Es ist also aus dieser Versuchsreihe ersichtlich, daß noch tief unter dem Lichtgenußminimum ein lebhaftes Grün der Blätter, schwaches Ergrünen selbst noch bei sehr geringem Lichte ($\frac{1}{100} - \frac{1}{1000}$; Intensitätsmaximum: 0.011—0.001) sich einstellt und bei noch viel geringerer Intensität ($\frac{1}{2000} - \frac{1}{2500}$; Intensitätsmaximum: 0.0005—0.0004) noch Spuren von Chlorophyll nachweisbar sind.

Bei L = 1 ist die grüne Farbe der Kotyledonen nicht so intensiv wie bei $L = \frac{1}{10}$. Offenbar ist hier infolge großer Lichtintensität schon ein Teil des Chlorophylls zerstört worden. Die Blätter waren flach ausgebreitet. Am nächsten Tage waren die Kotyledonen wohl noch ganz intakt aber bereits deutlich konkav gekrümmt. Das Blatt wurde panphotometrisch, um sich vor zu starkem Lichte zu schützen.

Daß wirklich eine Zerstörung des Chlorophylls stattgefunden hat, ergab sich daraus, daß die bei $\frac{1}{10}$ »tiefgrün« gewordenen Kotylen bei L = 1 deutlich abblaßten und »grün« wurden.

Die Geschwindigkeit, mit welcher das Chlorophyll entsteht, ist von der Helligkeit abhängig, wie folgende Versuchsreihe lehrt, be-

[1]) Die Aufstellung erfolgte in der Art nach Nord, daß die Pflanze ausschließlich dem diffusen Lichte ausgesetzt war. Diese Pflanze entwickelte sich später sehr üppig, blühte, fruchtete und brachte keimfähige Samen hervor, zum Beweise, daß auch diese Pflanze ohne direkte Sonne gedeiht.

[2]) Die Kotyledonen erschienen, mit Dunkelkeimlingen verglichen, wie diese rein gelb, ergaben aber bei spektroskopischer Prüfung doch noch eine Spur von Chlorophyll, während die Dunkelkeimlinge keine Spur davon aufwiesen.

züglich welcher ich nur die Bemerkung machen möchte, daß die ersten Spuren von Chorophyll nicht spektroskopisch nachgewiesen wurden, sondern durch den Vergleich mit völlig etiolierten Keimlingen das erste für das freie Auge sichtbare Auftreten der grünen Pigmente festgestellt wurde.

Die Versuche wurden Mitte Mai bei einer beiläufigen mittleren Mittagsintensität des Gesamtlichtes = 0.8 durchgeführt.

Lichtstärke	erste Spur des Ergrünens
$\frac{1}{10}$	nach 2 Stunden 20 Minuten
$\frac{1}{100}$	„ 5 „ 25 „
$\frac{1}{1000}$	„ 8 „ — „
$\frac{1}{2000}$	„ 24 „ — „

Zwischen $L = 1 - \frac{1}{10}$ ist die Zeit, welche zum ersten Sichtbarwerden des Chlorophylls führt, kaum geringer als bei $\frac{1}{10}$. Also: Innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses geht das Ergrünen der Kresse mit gleicher oder nahezu gleicher Geschwindigkeit vor sich, während unterhalb des Minimums des Lichtgenusses eine deutliche bis starke Verzögerung der Chlorophyllbildung sich einstellt.

Ich führe hier noch eine Versuchsreihe an, welche zeigt, daß selbst bei derselben Tageshelligkeit das Auftreten der ersten sichtbaren Chlorophyllmenge sich destomehr verzögert, je weiter das Etiolement vorgeschritten ist, und wenn das Wachstum im Dunkeln beendet ist, im Lichte kein Ergrünen mehr stattfindet.

Es wurde Kressesamen in vier Töpfen ausgesäet, und zwar am 4. Mai (I), am 5. Mai (II), am 6. Mai (III) und am 7. Mai (IV) und bis zum 10. Mai dunkel gehalten. Am 10. Mai wurden die etiolierten Pflänzchen einer konstanten mittleren Tageshelligkeit = $\frac{1}{10}$ ausgesetzt.

Es wurde folgendes gefunden:

	Ergrünen nach 24 Stunden	Stationäre Farbe		
I	sehr schwach gelblichgrün	grünlichgelb	Kardinalton gelbgrün	10r
II	grünlichgelb	grün	Kardinalton grasgrün	13r
III	hellgrün	stärker grün	„	13q
IV	lebhaft grün	lebhaft grün	„	13

Die am 1. Mai ausgesäeten und bis zum 10. Mai dunkel gehaltenen Keimlinge waren ausgewachsen; dieselben ließen kein Ergrünen mehr wahrnehmen.

Innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses nimmt das stationäre Grün bei den einzelnen Lichtstärken den gleichen konstanten Ton an, welcher allerdings bei stärkster Lichtintensität (L = 1), wie wir gesehen haben, durch Zerstörung einer kleinen Menge von Chlorophyll nachweisbar etwas geschwächt wird.

Unterhalb des Minimums des Lichtgenusses nimmt die Intensität der Ergrünung, wie wir gesehen haben, ab und es stellt sich im großen ganzen für jede Lichtstärke ein konstanter Ton ein, welcher desto schwächer grün gefärbt erscheint, je geringer die herrschende Lichtstärke ist.

b) Versuche mit *Acer platanoides.*

Der relative Lichtgenuß dieses Baumes beträgt, wie oben bereits angegeben wurde, für Wien $\frac{1}{55}$. Die völlig herangewachsenen Blätter erreichen ein sattes Grün. Mitte Mai ist das Grün aller Blätter stationär, nämlich nach meiner Beobachtung: grasgrün, Kardinalton 13d—e. Später werden die Sonnenblätter blasser infolge partieller Zerstörung des Chlorophylls im Lichte; sie nehmen ein helles Grün an, nämlich Gr. Kard. 13e—f. Die tief situierten, schattenständigsten Blätter wurden heller grün (Gr. Kard. 13f—g), und zwar ebenfalls infolge partieller Zerstörung des Chlorophylls, welche aber nicht auf das Licht zurückzuführen ist, indem dieses Verblassen sich auch im Dunkeln einstellt. So konnte man also drei Nuancen des Grün unterscheiden. Bei mittlerer Beleuchtung tritt ein spezifisches Grün auf (13d—e), welches dann sekundär modifiziert wird, einerseits durch zu starkes, anderseits durch zu schwaches Licht.

Es wurden gut überwinterte, in Kübeln gezogene Bäumchen in verschiedener Tageshelligkeit bei Eintritt des Knospenschwellens aufgestellt. Eines bei $\frac{1}{25}$ mittlerer Tageshelligkeit (*a*); ein zweites bei $\frac{1}{60}$ (*b*); ein drittes bei $\frac{1}{80}$ (*c*); ein viertes endlich bei $\frac{1}{400}$ (*d*).

a befand sich also in einem Lichte, welches etwa dem mittleren, d. i. dem zwischen Maximum und Minimum gelegenen, Lichtgenuß des Gartenbaumes, entsprach. Alle Blätter waren normal ausgebildet, alle hatten die gleiche Farbe (grasgrün Kard. 13d—e). Sie unterschieden sich deshalb nur insofern von den Blättern der frei exponierten Gartenbäume, daß sie nicht wie diese, drei verschiedene Farbentöne annahmen. Die auf *a* einwirkende Lichtintensität übte auf das Chlorophyll keinerlei zerstörende Wirkung aus, und da die Beblätterung von *a* keine dichte war, so unterblieb auch die an den im Freien stehenden Bäumen sich einstellende Verblassung der sehr stark beschatteten Blätter. *a* bewahrte also das stationär gewordene Grün

der Blätter, welches am Gartenbaume nur in der Mitte der Krone, also bei mittlerem Lichtgenuß sich erhält, dort allerdings an der überwiegenden Mehrzahl der Blätter zu finden ist.

Das Bäumchen *b* stand schon in einem unterhalb des Lichtgenußminimums des Baumes ($\frac{1}{5}\frac{1}{5}$) gelegenen Lichte ($\frac{1}{6}\frac{1}{0}$). Auch dieses Bäumchen war nicht dicht beblättert, und auch hier zeigte sich kein Unterschied zwischen dem Grün der Blätter: alle Blätter hatten ein stationäres Grün angenommen, so wie wir es bei unterbeleuchteten Kressekeimlingen gesehen haben. Das Grün (Gr. Kard. 13g—h) war heller als das der Schattenblätter des normalen Gartenbaumes, aber immerhin noch so lebhaft, daß man es ohne genaue Prüfung für normal, nämlich für nichtetioliert, gehalten hätte.

Das Bäumchen *c* stand in einem noch tiefer unter dem Lichtgenußminimum des normalen Gartenbaumes gelegenen Lichte ($\frac{1}{8}\frac{1}{0}$). Alle Blätter hatten die gleiche stationäre Farbe. Es hatte sich aber bereits ein stark ins Gelbe schlagendes Grün (Gr. Kard. 13m—n) eingestellt.

Ein Gleiches gilt auch für das Bäumchen *d*, welches schon in einem sehr schwachen Lichte ($\frac{1}{4}\frac{1}{0}\frac{1}{0}$) gezogen wurde. Alle Blätter hatten die gleiche stationäre Farbe, welche wohl noch grüngelb genannt werden konnte, aber bereits stärker ins Gelb schlug als bei *c*. Die Farbe war gelbgrün, erster Übergang nach grasgrün 11l—m. Immerhin erschien es merkwürdig, daß bei einer solchen Abminderung des Lichtes noch so viel Grün gebildet wurde.

Die mit Ahornbäumchen angestellten Versuche lehren, daß tief unter dem Lichtgenußminimum bei im Mittel konstant bleibender Beleuchtung noch reichlich Chlorophyll gebildet wird, daß aber das spezifische, stationär gewordene Grün des normalen Baumes sich nur innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses ausbildet. Eine genaue Vergleichung zeigte, daß unterhalb des Lichtgenußminimums die Intensität des stationären Grüns abgenommen hat. Aber auch unterhalb des Lichtgenußminimums bildet sich bei gleich bleibender mittlerer Beleuchtung ein stationäres Grün aus, selbst noch bei $\frac{1}{4}\frac{1}{0}\frac{1}{0}$.

Man erkennt somit bei den Versuchsbäumchen *b*, *c* und *d*, welche unterhalb des Lichtgenußminimums kultiviert wurden, den Beginn des Etiolements. Auch die morphologischen Eigentümlichkeiten dieser unterbeleuchteten Blätter lernen den Beginn des Etiolements erkennen. Doch darüber werden erst im nächstfolgenden Abschnitte genaue Daten gegeben werden.

Aus den mitgeteilten, in der freien Natur angestellten Beobachtungen und den Resultaten der oben beschriebenen Versuche lassen sich folgende Schlußfolgerungen ziehen:

1. Die Blätter der Holzgewächse erreichen in ihrer Entwicklung in der Regel ein stationäres Grün, welches für die Art oder Varietät ebenso charakteristisch ist, wie irgend ein anderes bisher in der naturhistorischen Beschreibung benutztes Merkmal.

Wie jede naturhistorische Charaktereigentümlichkeit eines Organismus ist auch das spezifische Grün der Laubblätter einer bestimmten Pflanze keine unveränderliche mathematische Größe, sondern unterliegt gleichfalls dem Gesetze des Beharrungsvermögens und dem Gesetze des Veränderungsvermögens.

Das stationär gewordene Grün der Laubblätter beruht nicht nur auf der Ausbildung einer bestimmten Menge von Chlorophyll, sondern auf einem konstanten Verhältnis von Chlorophyll und Xanthophyll und auf einer konstanten Menge aller begleitenden Stoffe, welche die Färbung des Laubes zu nuancieren vermögen, also auch der farblosen Gewebebestandteile. Das Zustandekommen des stationären Grüns des Laubes der Pflanzenarten ist ein neuer Beleg für den enharmonischen Charakter der Pflanze[1]).

2. Die außerordentliche Lichtempfindlichkeit des Chlorophyllpigmentes macht es begreiflich, daß die peripheren Blätter der Baumkrone infolge intensiver Bestrahlung durch direktes Sonnenlicht mehr oder minder lange nach Erreichung des stationären Zustandes mehr oder weniger abblassen. Da das Chlorophyll der lebenden Pflanze auch in der Dunkelheit wenig resistent ist, so wird es verständlich, daß auch die am tiefsten beschatteten Blätter nach Erreichung des stationären Zustandes mehr oder minder stark abblassen können. Die einer mittleren Beleuchtung unterworfenen Blätter der Baumkrone bewahren am längsten den stationären Charakter ihres Grüns.

Es gibt aber auch Holzgewächse, deren stationäres Laubgrün der größten Lichtstärke des natürlichen Standortes widersteht. Diese Resistenz des Chlorophyllpigmentes beruht auf starker Tinktion der Chlorophyllkörner durch das grüne Pigment. Wo ein solches resistentes Chlorophyll nicht vorkommt, erhält sich in vielen Fällen bis zu einer bestimmten Grenze das Grün der Sonnenblätter dadurch, daß das Palissadengewebe (Assimilationsparenchym) des Blattes stark ausgebildet und relativ reich an Chlorophyllkörnern ist (Buche).

3. Das stationäre Grün beherrscht entweder das ganze Laub eines Holzgewächses, oder, infolge partieller Zersetzung des Chlorophylls durch zu starkes Licht oder durch zu geringes Licht, nur einen Teil des Laubes. Je enger die Grenzen des Lichtgenusses

[1]) Wiesner, Biologie 2. Aufl. (1902) S. 5.

sind, desto konstanter ist das stationär gewordene Laubgrün. Doch kann auch bei sehr weiten Grenzen des Lichtgenusses (Eibe, Tanne) das stationäre Grün die ganze Krone beherrschen. Dies ist aber nur möglich bei einem sehr hohen Gehalt der Chlorophyllkörner an grünem Pigment.

4. So wie es Pflanzen gibt, bei welchen ein morphologischer Charakter selbst an einem und demselben Individuum variiert, so kann an manchen Pflanzen auch das Laubgrün einen veränderlichen Charakter zeigen.

5. Innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses ist das Laubgrün in der Regel von konstanter Farbe, kann aber, wie schon gesagt wurde, durch sekundäre Einflüsse im Ton modifiziert werden.

6. Auch unterhalb des Lichtgenußminimums wird Chlorophyll noch reichlich, anscheinend in normaler Quantität, gebildet. Erst bei sehr geringer Lichtstärke läßt die Chlorophyllbildung nach, es erreicht aber auch unterhalb des Minimums des Lichtgenusses das Laub einen stationären Farbenton.

7. Innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses erfolgt die Entstehung des Chlorophylls mit gleicher oder angenähert gleicher Geschwindigkeit. Unterhalb des Minimums tritt aber eine desto auffälligere Verzögerung der Chlorophyllbildung ein, je geringer die Lichtstärke ist. Im Finstern etiolierte und nicht mehr weiter entwicklungsfähige, also nicht mehr weiter wachsende Blätter bilden im Lichte kein Chlorophyllpigment mehr aus.

8. Bei sommergrünen Holzgewächsen schreitet die Zunahme des Grüns der Blätter gewöhnlich so lange fort, als sie wachsen. Bei immergrünen Holzgewächsen ist mit der Beendigung des Wachstums der Blätter das stationäre Grün in der Regel nicht erreicht; dieses stellt sich erst im zweiten oder gar erst im dritten Jahre ein. Es beruht diese Sättigung der Laubfarbe nicht nur auf einer Vermehrung des Chlorophyllpigmentes, sondern auch darauf, daß schließlich die Xanthophyllmenge im Verhältnis zur Chlorophyllmenge abnimmt. Dieses in späteren Vegetationsperioden erfolgende Tiefgrünwerden des immergrünen Laubes, insbesondere der immergrünen Nadelbäume, kann mit einer Vermehrung der Chlorophyllkörner verbunden sein.

Die physiologische Bedeutung des spezifischen Grüns des Laubes. Es ist eine nach Konstatierung der spezifischen Laubfarbe sich gewissermaßen von selbst ergebende Frage, ob diese Färbung nicht in einer bestimmten Beziehung zur Lebensweise der grünen Pflanze stehe, vor allem, ob sich nicht ein ursächlicher Zusammenhang zwischen ihr und den natürlichen Beleuchtungsverhältnissen der Pflanze erkennen lasse.

Es ist schon von Stahl[1]) in einem geistvollen Essay der Versuch gemacht worden, eine Relation zwischen Laubgrün und Tagesbeleuchtung nachzuweisen. Der genannte Forscher unterscheidet zwischen dem durch die Atmosphäre hindurchgegangenen und hierbei durch selektive Absorption modifizierten Licht, in welchem Gelb-Rot prävaliert, und zerstreutem Licht, welches durch diffuse Reflexion in der Atmosphäre aus Sonnenlicht erzeugt wird und relativ viel Blau-Violett enthält[2]). Nun bringen nach den bekannten Untersuchungen Engelmanns[3]) in der Pflanze jene Strahlen die größte assimilatorische Wirkung hervor, welche zur Farbe des Assimilationsapparates (Chlorophyllkörner usw.) komplementär sind. Darauf stützt sich Stahl und stellt den Satz auf, daß die Pflanze ihre Assimilationsorgane in jener Farbe ausbildet, welche zum eingestrahlten Lichte komplementär ist; von den beiden Komponenten des Rohchlorophylls, nämlich dem grünen (Stahl sagt blaugrünen) Chlorophyll und dem gelben Anteil, dem Xanthophyll, befördert das erstere die Assimilation bei Beleuchtung im durchgegangenen Lichte, das letztere bei Beleuchtung durch zerstreutes Licht.

Die Hauptresultate seiner Forschungen faßt Stahl in folgende Worte: »Die der Kohlenstoffassimilation[4]) dienenden Organe führen im Chlorophyll zwei verschiedene Anteile, welche die Absorption und Ausnutzung der im diffusen Himmelslichte vorherrschenden Strahlengruppen vermitteln«. »Das aus einem grünen und einem gelben Anteil zusammengesetzte Pigment ist nicht der direkten, sondern der bei ihrem Gang durch die Atmosphäre, durch diffuse Reflexion, in ihrer Zusammensetzung modifizierten Sonnenstrahlung angepaßt. In dem durch das trübe Medium der Atmosphäre gegangenen Licht, wo die brechbaren Strahlen stärker zerstreut

---

[1]) E. Stahl, Laubfarbe und Himmelslicht (1906).

[2]) Um Mißverständnissen vorzubeugen, möchte ich hier bemerken, daß ich auf S. 65, des leichteren Verständnisses halber der älteren Auffassung folgte und die spektrale Zusammensetzung des in tieferen Schichten der Atmosphäre herrschenden Tageslichtes auf Absorption zurückführte. Behufs richtiger Beurteilung der Stahlschen Lehre ist es aber erforderlich, die genannte spektrale Zusammensetzung des in die Tiefe der Atmosphäre eingedrungenen Lichtes aus dem Zusammenwirken von Absorption und Dispersion abzuleiten.

[3]) Th. W. Engelmann, Farbe und Assimilation (1883).

[4]) Hierunter ist dasjenige zu verstehen, was ich konsequent, auch in diesem Werke, als Kohlensäureassimilation bezeichne. Ich halte diese Bezeichnung für richtiger gewählt als das häufig gebrauchte Wort »Kohlenstoffassimilation«; denn, da jede organische Verbindung Kohlenstoff enthält, ist jede Art der Assimilation eine Kohlenstoffassimilation. Es handelt sich aber faktisch, wenn man, wie im obigen Zitat, von Kohlenstoffassimilation spricht, um die Assimilation der Kohlensäure und deshalb erscheint wohl der vor langer Zeit von mir in Vorschlag gebrachte Ausdruck passender.

werden, treten ihnen gegenüber die roten und orangefarbigen bis gelben in den Vordergrund, welche ihrerseits wieder in dem zerstreuten Lichte des Himmelsgewölbes den blauen und violetten gegenüber geschwächt sind. Die Ausnutzung der weniger brechbaren von Rot bis Gelb vermittelt der dazu komplementäre blaugrüne Anteil des Chlorophylls; die Ausnutzung der andern Strahlengruppe, von Blau bis Violett, ist dem gleichfalls zu ihr komplementären, orangegelben Anteil übertragen.« — — »Es besteht also ein Zusammenhang zwischen der den Pflanzen von der Sonne zugesandten, durch die Atmosphäre veränderten Strahlung und den optischen Eigenschaften der auf ihre Ausnutzung angewiesenen Blattfarbstoffe; die Pflanze absorbiert und macht sich diejenigen Strahlen dienstbar, die am konstantesten im diffusen Tageslichte vorhanden sind und ihr mithin am häufigsten zur Verfügung stehen.«

Der Gedankengang Stahls ist in diesen Sätzen völlig klar zum Ausdruck gebracht. Allein die Terminologie der in Frage kommenden Lichtverhältnisse weicht vom üblichen Gebrauche und dementsprechend von den in diesem Buche verwendeten Kunstausdrücken ab. Zerstreutes und diffuses Licht sind doch identische Begriffe. Stahl versteht aber unter diffusem Licht das gesamte Tageslicht, auch wenn es mit direktem Sonnenlicht gemischt ist. Was er zerstreutes Licht nennt, ist mit dem, was man diffuses Licht nennt, gleichbedeutend. Was wir direktes Sonnenlicht nennen, und das sich vom diffusen dadurch unterscheidet, daß ersteres aus parallelen Strahlen besteht, während bei dem letzteren die Strahlen von unendlich vielen Seiten kommen, nennt er hindurchgegangenes Licht.

Nach dieser Parallele zwischen der herrschenden und der von Stahl angewendeten Terminologie, gehe ich in die Besprechung seiner Auffassung ein, mich in betreff der Lichtverhältnisse der gewohnten Ausdrucksweise bedienend.

Da die natürliche Beleuchtung sowohl im Laufe des Tages als der Vegetationsperiode veränderlich ist, sowohl in Rücksicht auf Intensität als spektrale Zusammensetzung, hingegen die Farbe der Assimilationsorgane einen für lange Zeiträume, wenigstens vergleichsweise, konstanten Zustand darstellt, so kann eine scharf begrenzte Relation zwischen Farbe des Tageslichtes und Farbe der Assimilationsorgane nicht bestehen; es könnte, sofern eine Anpassung überhaupt stattgefunden hat, nur davon die Rede sein, daß sich die Laubfarbe an mittlere Zustände der Beleuchtung angepaßt habe. Stahl hat dies nicht in dieser Form ausgedrückt, aber es dürfte wohl diese Fassung seiner Anschauung entsprechen.

Auf spezielle Beleuchtungsverhältnisse und Anpassungen der

Laubfarbe an diese, hat Stahl nicht Rücksicht genommen, vielmehr nur die Laubfarbe im allgemeinen mit der Tagesbeleuchtung im allgemeinen in Rücksicht auf die Kohlensäureassimilation der grünen Gewächse als Anpassung gedeutet.

Die Stahlsche Aufstellung erfordert aber eine gesetzmäßige Änderung der Laubfarbe mit der geographischen Breite und mit der Seehöhe, da mit steigender Breite die Menge des diffusen Lichtes im Vergleiche zum direkten zunimmt und rücksichtlich der Seehöhe sich die Sache umgekehrt verhält. Insbesondere müßte an nördlichen Standorten, welche so situiert sind, daß nur diffuses Licht zutreten kann und die direkte Strahlung geradezu ausgeschlossen ist, sich eine spezifische Änderung der Laubfarbe einstellen. Es müßten die direkt bestrahlten Triebe eines Baumes im Vergleiche zu den im Innern der Krone befindlichen ein intensiveres Grün zeigen, da die letzteren nur der Wirkung des diffusen Lichtes unterliegen.

Nun findet man allerdings auf den Tundren ein fahles Grün und wäre geneigt, diese Färbung im Sinne der Stahlschen Lehre zu deuten. Aber in den subtropischen Wüsten und Steppen, welche zur Vegetationszeit einer außerordentlich starken direkten Sonnenstrahlung ausgesetzt sind, bietet das Laub der Gewächse den gleichen fahlen Farbenton dar.

Die jungen, im Monate Mai, also bei schon beträchtlicher Stärke des Sonnenlichtes hervortretenden Triebe der Fichten, Tannen und Eiben sind mehr gelb als grün und zur Zeit des höchsten Sonnenstandes, also bei kräftigster Wirkung des direkten Sonnenlichtes noch licht gelbgrün gefärbt (Eiben, Wien, 21. Juni. Junge Blätter: Gr. Kard. 130—p) während die alten Nadeln, welche der direkten Strahlung mehr oder minder stark, teilweise auch gänzlich entzogen und vorwiegend oder gänzlich auf diffuse Beleuchtung angewiesen sind, tiefgrün, bei Tanne und Eibe sogar schwarzgrün erscheinen (Eibe, Wien, 21. Juni. Blätter aus dem Innern der Krone: Gr. Kard. 13d). Es lehrte aber nicht nur der Augenschein, sondern auch die kolorimetrische Prüfung, daß die alten grünen (ausschließlich auf Beleuchtung im diffusen Lichte angewiesenen) Sprosse der Koniferen reicher an Chlorophyll sind als die jungen, und relativ weniger Xanthophyll als diese enthalten. Die Stahlsche Regel läßt gerade das Umgekehrte vermuten.

Auch die Blattfarbe der Laubbäume bietet manches dar, was nicht zu gunsten der Stahlschen Auffassung spricht. Kann es doch als Regel gelten, daß die Laubfarbe eines und desselben Baumes konstant wird und den gleichen Ton hat, ob es auf direktes Sonnenlicht oder ausschließlich auf diffuses Licht angewiesen ist. Freilich

gibt es, wie wir gesehen haben, manche Holzgewächse, deren Laub gerade in der Peripherie tiefer grün ist als im Innern der Krone (Buche); aber nach längerer Einwirkung des Sonnenlichtes tritt eine partielle Zerstörung des Chlorophylls ein, so zwar, daß im Vergleiche zu den intakt gebliebenen auf diffuses Licht angewiesenen Blättern eine Verschiebung der Farbentöne zu ungunsten der Stahlschen Auffassung sich zu erkennen gibt. Weitaus schärfer sind diese Verhältnisse bei *Pisonia alba* ausgebildet, welche ich oben genauer geschildert habe. Die Zerstörung des Chlorophylls im Sonnenlichte geht hier so weit, daß das von den Sonnenstrahlen direkt getroffene Laub gelb wird, infolge Zerstörung des Chlorophylls und des Erhaltenbleibens des Xanthophylls. Die inneren, auf diffuses Licht angewiesenen Blätter aber bleiben lebhaft grün.

Von Wichtigkeit in unserer Frage scheint mir das Verhalten von Gewächsen, welche ausschließlich auf diffuses Licht angewiesen sind im Vergleiche zu solchen, welche außerdem direktes Sonnenlicht empfangen.

Ich habe schon bei einer früheren Gelegenheit bekanntgegeben[1]), daß *Robinia pseudoacacia* und *Amorpha fruticosa*, beide vergleichsweise in ausschließlich diffusem Lichte, ferner bei südlicher und östlicher Exposition kultiviert, im ersteren Falle ein tiefer grünes Laub ausbildeten. Bei der Exposition nach N — gegen E und W soweit geschützt, daß kein direktes Licht zutreten konnte — standen also diese Pflanzen im ausschließlich diffusen Lichte, während die von S und E beleuchteten außerdem noch vom direkten Sonnenlichte getroffen wurden; es müßte also gerade bei der Aufstellung nach Nord die Farbe ins Gelbe neigen, während sich faktisch ein Überschuß von Chlorophyll ausgebildet hat. Es ist ein ähnlicher Fall wie bei beschatteten und besonnten Sprossen desselben Baumes, wo im ersten Falle das diffuse, im letzteren das direkte Licht vorherrscht. Auch da haben wir gerade an den am meisten bestrahlten die größere Neigung ins Gelbe wahrgenommen. Es gibt aber auch andere Fälle. So beobachteten wir, daß *Lepidium sativum*, innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses bei $L = \frac{1}{4}$ gezogen, bei Aufstellung nach N, S und E die gleiche Laubfarbe ausbildet. Freilich ist auch leicht zu konstatieren, und es wurde darauf bereits oben hingewiesen, daß *Lepidium sativum* bei $L = 1$ seine Laubfarbe infolge partieller Zerstörung des Chlorophylls im Sonnenlichte ändert.

Ich habe weiter zur Prüfung der Stahlschen Lehre auch einige Versuche in der Absicht ausgeführt, um zu erfahren, wie sich das

[1]) Photom. Unters. IV, S. 483 ff.

Laubgrün einer und derselben Pflanze ausbildet, wenn man dieselbe im (vorherrschend) gelbroten und im (vorherrschend) blauvioletten Lichte erzieht. Ich bediente mich hierzu der bekannten gelben und blauen Senebierschen Glocken, indem ich unter denselben Kresse, Rettich und Mais kultivierte.

Schon vor längerer Zeit habe ich derartige Versuche ausgeführt[1]). Ich zeigte damals, daß im diffusen Lichte unter der gelben Glocke das Ergrünen rascher eintritt als unter der blauen. Dies spricht insofern für Stahl, als hier gerade das schwachbrechbare Licht die Bildung des grünen Chlorophyllbestandteils begünstigt, aber doch insofern wieder nicht für diese Lehre, als der genannte Erfolg im zerstreuten Lichte vor sich geht. Damals habe ich aber ferner gezeigt, daß unter der Wirkung des Sonnenlichtes ein weitaus rascheres Ergrünen unter der blauen Glocke sich einstellt als unter der gelben: bei großen Helligkeiten wird unter der gelben Glocke viel mehr von dem gebildeten Chlorophyll zerstört als unter der blauen, darum sind die Pflänzchen unter der gelben Glocke gelbgrün bis gelb, unter der blauen hingegen intensiv grün. Faßt man nur das Faktum als solches ins Auge, daß im Sonnenlichte die von schwachbrechbarem Lichte getroffenen Pflänzchen gelbgrün, die von starkbrechbarem Lichte getroffenen hingegen lebhaft grün werden, so spricht dies wieder gegen die Stahlsche Regel.

Ich habe nun meine damaligen Versuche in der Richtung noch ausgedehnt, um zu sehen, ob das stationäre Grün, welches sich unter der gelben und unter der blauen Glocke bildet, identisch ist oder nicht, ob also, trotz verschiedener Geschwindigkeit der Chlorophyllbildung im Gelb-Rot und Blau-Violett sich doch das gleiche stationäre Grün bildet, oder ob sich hierbei doch ein Unterschied ergibt. Ich habe dabei sehr schwankende Resultate erhalten, fand aber bald, daß die Ursache der ungleichen Ergebnisse in der verschiedenen Stärke des Lichtes gelegen war. Als ich den Versuch so einrichtete, daß unter der Glocke bei Beleuchtung im diffusen Lichte doch eine Lichtstärke herrscht, bei welcher das Chlorophyll vollständig erhalten blieb, so war ein stärkeres Ergrünen in Rotgelb als in Blauviolett zu finden. Ob man ersteres oder letzteres bei konstanter mittlerer Intensität einwirken läßt: immer erhält man ein stationäres Grün, welches aber mit dem innerhalb der Lichtgenußgrenzen entstehenden spezifischen stationären Grün nicht identisch ist.

Man wird aber auch noch zu erwägen berechtigt sein, ob es bei der Wirkung des Lichtes bestimmter Brechbarkeit auf die Prozesse

[1]) Licht und Chlorophyll (1874) und Entstehung des Chlorophylls (1877).

des Pflanzenlebens gleichgültig sei, ob die wirksamen Strahlen dem zerstreuten oder dem direkten Sonnenlichte entspringen. An der spektralen Zusammensetzung des Lichtes wird allerdings nichts geändert, ob der weiße Strahl der direkten Sonne als solcher oder infolge von Dispersion in seine farbigen (und dunklen) Bestandteile zerlegt, zur Wirkung komme, ob beispielsweise die violetten Strahlen noch am Strahl des direkten Sonnenlichtes haften oder im zerstreuten Lichte erscheinen. Aber dabei kommt doch wieder in Frage, ob es für die Pflanze wirklich völlig einerlei sei, ob sie von parallelem Lichte getroffen wird, wie es bei der direkten Strahlung der Fall ist, oder ob die Strahlen von unendlich vielen Seiten auf das betreffende Organ einwirken. Diese Frage ist aber insofern ungelöst, als direktes Licht — bei völligem Ausschluß von diffusem — in seiner Wirkung auf die Pflanze noch niemals im Vergleiche zu dem Strahlungseffekt des diffusen studiert wurde. Wohl aber ist rücksichtlich des diffusen Lichtes bekannt, daß bei der Stellung der euphotometrischen Blätter der stärkste Anteil des Lichtes zur Wirkung kommt, desgleichen bei Einstellung heliotropischer Organe im diffusen Lichte.

So ergeben sich mehr Widersprüche als Übereinstimmungen, wenn man an der Hand der vorgeführten Tatsachen die Stahlsche Auffassung im einzelnen zu prüfen versucht. Der Grund hierfür liegt, wie ich meine, einerseits in einem zu scharfen Gegensatz, der nach Stahl in der spektralen Zusammensetzung des diffusen und direkten Lichtes bestehen soll, anderseits wohl auch in dem Umstande, daß er das Problem doch zu einseitig, nämlich nur vom Standpunkte der Kohlensäureassimilation betrachtet.

Was den ersteren Punkt anlangt, so habe ich die faktisch bestehenden Lichtverhältnisse oben eingehend geschildert. Aus dieser Schilderung ergibt sich, daß die spektralen Unterschiede zwischen diffusem und direktem Lichte nicht so weit reichen, als Stahl anzunehmen scheint, schon deshalb nicht, weil auch bei hellstem Sonnenschein die direkte Strahlung von diffuser begleitet ist, selbst im gemischten Sonnenlichte die Menge des diffusen Lichtes eine sehr große ist, endlich weil im ausschließlich diffusen Lichte bei bedecktem Himmel oder im Schatten Blau-Violett keine so dominierende Rolle spielt, als es die Stahlsche Aufstellung fordert.

Was den zweiten oben genannten Punkt anlangt, so scheint es mir von Wichtigkeit, in der Frage der Anpassung der grünen Laubfarbe an das Himmelslicht, auf die Funktion des Chlorophylls überhaupt zu achten und nicht nur auf dessen Funktion bei der Kohlensäureassimilation. Nun kennen wir gewiß noch nicht alle Funktionen des Chlorophylls. Aber es ist von mir schon vor langer Zeit nach-

gewiesen worden, daß das Chlorophyll die Transpiration, insbesondere bei direkter Insolation, außerordentlich stark befördert[1]). Es wurde später von Brown und Escombe[2]) auf die enorme Ausnützung des Sonnenlichtes durch die grüne Pflanze bei der Transpiration hingewiesen und gezeigt, daß ein viel größerer Anteil der Sonnenenergie in den chlorophyllhaltigen Organen zur Transpiration als zur Assimilation verwendet wird. Die Strahlen, welche die Kohlensäureassimilation bewirken, fallen nur zum Teile mit jenen zusammen, welche in den grünen Organen die Transpiration befördern. Und selbst jene Strahlen, welche sowohl assimilatorisch als transpirationsfördernd wirken, zeigen beiden Prozessen gegenüber eine ungleiche Energie. Ich habe beispielsweise gefunden, daß die Strahlen, welche dem Absorptionsstreifen VI (im Blau) entsprechen, eine stärkere Wirkung auf die Transpiration ausüben, als diejenigen, welche im Absorptionsstreifen I (B—C im Rot) ausgelöscht erscheinen, die aber nach Timirjazefs und Engelmanns Untersuchungen die größte assimilatorische Kraft besitzen. Da also die Lichtanteile, welche durch Absorption im Chlorophyllkorn zur verstärkten Transpiration führen, nicht identisch sind mit jenen, welche die Kohlensäureassimilation befördern, sondern mit diesen nur zum Teil koinzidieren, so wird sich wohl die Anpassung der Laubfarbe an die Brechbarkeit des Himmels- und Sonnenlichtes sowohl im Verhältnis zur Kohlensäureassimilation als zur Transpiration regeln. Es könnten aber auch noch andere Momente in Frage zu ziehen sein. Das Problem der Anpassung der Laubfarbe an das Tageslicht, welche von Stahl in geistreicher Weise in Angriff genommen wurde, scheint mir noch nicht völlig gelöst zu sein. Die oben mitgeteilten Beobachtungen und Erwägungen mögen zu weiteren Forschungen in dieser Richtung anregen.

Ich darf indes nicht unerwähnt lassen, daß Stahl selbst schon auf ein Moment hingewiesen hat, welches, außer Zusammenhang mit der Kohlensäureassimilation stehend, doch auch in der Frage der Anpassung des Laubgrüns an das Tageslicht herangezogen werden kann. Er sagt, die grüne Farbe des Laubes ist uns ein Anzeichen, daß die Pflanze grünes Licht reflektiert und nur in sehr geringem Grade absorbiert, sich also dieses Licht nicht oder nur in sehr untergeordnetem Maße zunutze macht. Eine starke Absorption von Grün würde die Pflanze schädigen, da die Energie der grünen Strahlen bei direkter Insolation eine zu starke Erwärmung zur Folge haben könnte.

---

[1]) Wiesner, Licht und Transpiration (1876).
[2]) Brown und Escombe, Adress (1899).

Stahl stützt sich hierbei auf die bolometrischen Untersuchungen Langleys über die Verteilung der Wärmemaxima im Sonnenspektrum.

Nachtrag. Der vorliegende Abschnitt war schon druckfähig gestellt worden, als ich auf eine mir bis dahin gänzlich unbekannt gebliebene, sehr interessante Abhandlung Jönssons[1]) aufmerksam wurde, welche sich mit der Chlorophyllmenge bei verschiedenen Pflanzen und in verschiedenen Entwicklungsstadien beschäftigt. Der genannte Forscher gelangte bei diesen seinen Untersuchungen zu einigen Resultaten, welche mit den von mir gewonnenen übereinstimmen.

Jönssons Bestreben ging nicht, wie es bei meinen Untersuchungen geschah, dahin, die Farbe des Blattes zu ermitteln, sondern die Chlorophyllmenge der Blätter verschiedener Pflanzen zu bestimmen, indem in bestimmter Weise bereitete Rohchlorophyllösungen und daraus durch Benzol ausgeschüttelte Reinchlorophyllösungen kolorimetrisch auf den Chlorophyllgehalt geprüft wurden.

Diese kolorimetrischen Untersuchungen führten den Verfasser zu den auch von mir gewonnenen Resultaten, daß an immergrünen Gewächsen das Maximum der Chlorophyllbildung über die erste Vegetationsperiode hinausgeht, in die zweite, ja sogar dritte Vegetationsperiode fällt. So ergeben Jönssons Versuche, daß an *Buxus sempervirens*, dessen Blätter ein Alter bis zu sechs Jahren erreichen, das Maximum der Chlorophyllbildung in das dritte Jahr fällt, und dann eine Abnahme des Chlorophylls sich einstellt.

Das Maximum der Chlorophyllmenge ist bei Annuellen mit Abschluß des Blattwachstums erreicht, aber bei sommergrünen Holzgewächsen kann mehr oder minder lange nach erreichtem Wachstum die Chlorophyllbildung noch weiter fortschreiten. Früh wird das Chlorophyllmaximum bei *Tilia* und *Ulmus*, sehr spät bei *Larix* und *Fraxinus* erreicht. Sehr stark verzögert sich die Bildung des Chlorophyllmaximums bei *Fagus silvatica*. Jönssons Versuche bezüglich der Buche reichen vom 5. Mai bis Ende September. Es wurde eine Steigerung der Chlorophyllmenge bis in den August hinein beobachtet. Auch ich habe gefunden, daß die Blätter der Buche ihre Farbe bis zu einer bestimmten Grenze verstärken und dann wieder abmindern. Aber ich fand bei den Sonnenblättern der Buche den ersten Beginn der Abnahme des Grüns Ende Juni und bei den Schattenblättern anfangs Juli (s. oben S. 234). Auf Sonnen- und Schattenblätter der Buche hat Jönsson nicht besonders geachtet; seine Beobachtungen beziehen

[1]) Färgbestaemningar för klorofyllet (Farbenbestimmungen des Chlorophylls) 1902.

sich auf das Buchenblatt als solches. Es wäre interessant, nach einheitlicher Methode das Buchenblatt in bezug auf Entstehung und Zerstörung des Chlorophylls nochmals zu prüfen, um das, was aus Jönssons und meinen Untersuchungen mit Wahrscheinlichkeit sich ableitet, nämlich, daß beim Laub der Buche das Maximum des Chlorophylls um Wien Ende Juni oder Anfang Juli und um Lund erst im August sich einstellt, sicherzustellen.

Daß das Maximum der Chlorophyllbildung bei immergrünen Koniferen in die zweite oder dritte Vegetationsperiode fällt, was ich sowohl durch direkte Farbenbestimmungen am lebenden Blatte als kolorimetrisch durch bestimmt bereitete Chlorophylllösungen an *Pinus Laricio*, *Abies pectinata*, *Picea pungens* und *Taxus baccata* feststellte, wurde auf letzterem Wege von Jönsson bereits für *Pinus austriaca* (= *Pinus Laricio*) gefunden. An diesem Baume tritt für das freie Auge der Unterschied in der stationären Laubfarbe sehr deutlich, aber nicht mit jener Schärfe hervor, wie an den drei andern eben genannten Koniferen, worauf oben bereits aufmerksam gemacht wurde.

Die Übereinstimmung der Resultate Jönssons mit den von mir gewonnenen ist um so beachtenswerter, als der genannte Forscher hauptsächlich mit Lösungen, ich mit grünen Laubblättern operierte. Es spricht die Übereinstimmung der Resultate auch für die von mir abgeleitete Regel, daß unter bestimmten Voraussetzungen aus dem chromatisch bestimmten Farbenton des Laubes auf Konstanz, bzw. Zu- oder Abnahme des Chlorophyllpigmentes geschlossen werden darf.

Ich habe mich in dieser Nachschrift darauf beschränkt, nur auf jene Punkte der Jönssonschen Abhandlung zu reflektieren, welche mit den von mir verfolgten Zielen übereinstimmen. Seine wertvollen Untersuchungen gehen aber in vielen Punkten über den Rahmen des im vorliegenden Abschnitte eingehaltenen Programmes hinaus.

Zehnter Abschnitt.

Versuch einer physiologischen Analyse des Lichtgenusses.

Schon in der Einleitung wurde das Ziel meiner Lichtgenußuntersuchungen gekennzeichnet. Hauptzweck dieser Untersuchungen ist, wie wir gesehen haben, zu zeigen, wie sich die Pflanze als Ganzes der ihr auf den natürlichen Standorten gebotenen Lichtstärke gegenüber verhält.

Wie wir gesehen haben, ist der Lichtgenuß einer bestimmten Pflanze keine absolute, keine unveränderliche Größe: er ändert ab nach der geographischen Breite, nach der Seehöhe, ja selbst auf ein und demselben Standorte je nach der Jahreszeit. Sowohl der relative als der absolute Lichtgenuß ist, je nach den angegebenen Momenten verschieden, der eine sowohl als der andere ein Ausdruck der Anpassung an die Licht- und Wärmeverhältnisse der Standorte.

Eine der merkwürdigsten Anpassungen, die das Pflanzenleben uns darbietet, ist der relative Lichtgenuß. Die Pflanze erscheint trotz des Wechsels von Tag und Nacht und trotz des Wechsels der Lichtintensität vom Morgen zum Abend und innerhalb der Periode der Vegetation an ihre Hauptlichtquelle, die leuchtende Atmosphäre, den Himmel, angepaßt, den sie sich entweder ganz zunutze macht, oder von dem sie einen bestimmten Anteil für sich in Anspruch nimmt; mit anderen Worten gesagt: sie ist entweder an das gesamte Tageslicht oder an einen bestimmten Teil des Tageslichtes angepaßt, obgleich sie während des Tages einer fortwährend sich ändernden absoluten Lichtstärke ausgesetzt ist.

Wir sehen aber die Pflanze nicht nur an das diffuse Himmelslicht, sondern auch an das direkte Sonnenlicht angepaßt, indem die Pflanze dasselbe entweder zur Förderung der Entwicklung ihrer Organe heranzieht (z. B. bei der Blattentwicklung der Laubbäume) oder, durch besondere Einrichtungen, bei zu großer Intensität der Strahlung abwehrt.

So finden wir also die Pflanze an die natürlichen Beleuchtungsverhältnisse angepaßt und wie verwickelt auch die Verhältnisse sich gestalten mögen, sei es durch die Änderung der Lichtstärke im Verlaufe der Vegetationsperiode oder je nach der geographischen Breite oder der Seehöhe und wie die Relation zwischen diffusem und direktem Sonnenlichte sich verändern möge: es ist — wenigstens was die Hauptzüge der Reaktion der Pflanze auf diese verschiedenen Beleuchtungsgrade und Beleuchtungsarten anlangt — gelungen, den Komplex der Erscheinungen doch so weit zu analysieren, daß die Gesetzmäßigkeit des Lichtgenusses der Pflanze nach Jahreszeit, geographischer Breite und Seehöhe des Standortes nachgewiesen werden konnte.

Und doch tritt uns der »Lichtgenuß« als ein Rätsel entgegen, wenn es sich darum handelt, sein Wesen zu begreifen und sein Zustandekommen zu erklären.

Was uns das Lichtgenußproblem so rätselhaft erscheinen läßt, ist das oft sehr hoch gelegene Minimum, bei welchem die Existenz der in der freien Natur lebenden Gewächse gewissermaßen mit einem Male abbricht, während es doch im Experiment möglich ist, die betreffenden Pflanzen bei einer viel geringeren Lichtintensität als dem Minimum des Lichtgenußes entspricht, zu ziehen, ja von einzelnen Ausnahmen abgesehen, sie sogar noch bei völligem Ausschluß des Lichtes bis zu einem bestimmten Grade zur Entwicklung zu bringen.

Für die Lösung dieses Rätsels ist bisher sehr wenig geschehen. Es ist nur versucht worden, den Lichtgenuß teleologisch begreiflich zu machen. Ich selbst habe auf Grund von in der Natur angestellten Beobachtungen und von Versuchen, die ich mit *Hepatica triloba* unter verschiedenen Beleuchtungsgraden vornahm, mich dahin ausgesprochen, »daß der faktische (d. i. der in der freien Natur tatsächlich festgestellte) Lichtgenuß der Blätter von *Hepatica triloba* dem optimalen Lichtbedürfnis entspricht, indem reduzierte Blätter, wie solche künstlich bei, unterhalb oder oberhalb der dem faktischen Lichtgenusse entsprechenden Lichtintensitäten gezogen werden können, in der Natur gewöhnlich nicht zur Ausbildung kommen. Der faktische Lichtgenuß (von *Hepatica triloba*) entspricht somit der zweckmäßigsten Beleuchtung; Individuen, welche unter anderer als der optimalen entsprechenden Beleuchtung vorkommen, gehen im Freien, offenbar infolge von Konkurrenz mit anderen Pflanzen zugrunde«[1]. Was ich damals bezüglich des Laubes von *Hepatica triloba* sagte, hat wohl im großen ganzen allgemeine Geltung. Schimper versuchte später den Begriff »ökologischer Optima« zu begründen; der

[1]) Lichtgenuß der Pflanzen von Wien usw. (1895) S. 640.

Lichtgenuß entspricht seinem »ökologischen Lichtoptimum«. Dieses letztere bezieht sich nach Schimper auf das normale Gesamtleben der Pflanze und setzt sich nach seiner, indes nicht näher begründeten Ansicht aus den Lichtoptimis der einzelnen Funktionen zusammen [1]).

Im nachfolgenden will ich versuchen, den Lichtgenuß vom physiologischen Standpunkt aus zu analysieren, nämlich die physiologisch feststellbaren Einzelerscheinungen, welche in dem Prozeß des Zustandekommens des Lichtgenusses verwickelt sind, aufzuweisen und auf diese Art eine physiologische Erklärung des Lichtgenusses zu geben. Eine vollständige physiologische Analyse ist derzeit wohl noch nicht durchführbar, da unsere Kenntnisse über die Beziehungen des Lichtes zu den Vegetationsprozessen doch noch zu lückenhaft, insbesondere nur für wenige photochemische und photomechanische Lebensprozesse der Pflanze die Beziehungen zur Lichtstärke und Lichtmenge genau studiert sind. Indes hoffe ich doch, die physiologische Analyse des Lichtgenusses so weit führen zu können, daß uns das Zustandekommen des letzteren nicht mehr als ein vollkommenes Rätsel entgegentritt, sondern doch wenigstens einigermaßen begreiflich erscheint.

Um der Frage über Wesen und Zustandekommen des Lichtgenusses näher zu treten, scheint es mir vor allem nötig, zu fragen, wie sich die Pflanze verhält, wenn sie der oberhalb des Maximums und unterhalb des Minimums des Lichtgenusses gelegenen Lichtstärke durch längere Zeit unterworfen ist.

Oberhalb des Maximums geht die Pflanze durch Vertrocknung oder Verkümmerung oder auch durch Verbleichen des Laubes (s. oben die bezüglich *Vinca major* angeführten Beobachtungen) zugrunde. Überhaupt alle jene Schädigungen, welche auf Kosten von »Lichtüberschuß« zu stellen sind und die in großer Zahl bekannt sind, beruhen in der Regel auf einem Überschreiten des Maximums des Lichtgenusses. Diese Erscheinungen der Überbeleuchtung sind sehr auffällig und bekannt.

Eine sorgfältige Betrachtung erfordert das Verhalten der Pflanzen, wenn sie sich unterhalb des Minimums des Lichtgenusses befinden oder, wie wir auch sagen können, wenn sie unterbeleuchtet sind. Rasch und doch unmerklich werden auf den natürlichen Standorten alle jene Pflanzen beseitigt, welche unterhalb des Minimums des Lichtgenusses sich befinden und nur ausnahmsweise findet man auf natürlichen Standorten solche unterbeleuchtete Pflanzen. Ich werde später

[1]) Schimper, Pflanzengeographie (1898) S. 50ff. und S. 68.

noch Gelegenheit haben, einschlägige Beispiele namhaft zu machen. Hingegen läßt sich das Verhalten der unterbeleuchteten Pflanzen mit großer Genauigkeit im Experiment verfolgen. Ich habe oben gezeigt,

a *b* *c* *d* *e*

Fig. 24. *Lepidium sativum* bei verschiedenen Lichtintensitäten gleich lange kultiviert. Aussaat am 1. April, Aufnahme am 13. Mai. *a b c* befanden sich innerhalb der Grenzen des normalen Lichtgenusses; *a* bei $L = 1$, *b* bei $L = \frac{1}{2}$, *c* bei $L = \frac{1}{10}$. *d* wurde bei $L = \frac{1}{30}$, *e* bei $L = \frac{1}{1000}$ kultiviert.

c *b* *a*

Fig. 25. *Lepidium sativum*. Aussaat am 9. Mai. Aufnahme am 20. Juni. *a* bei $L = 1$, *b* bei $L = \frac{1}{4}$ (im ausschließlich diffusen Tageslichte), *c* bei $L = \frac{1}{10}$ (im gemischten Lichte). Samenreife bei *a* am 20. Juli, bei *b* am 13. August, bei *c* am 20 August. $\frac{1}{10}$: untere Grenze des (normalen) Lichtgenusses.

wie sich im Experiment unterbeleuchtete Kresse und unterbeleuchteter Ahorn (*Acer platanoides*) verhält.

An diese Versuche will ich hier zunächst anknüpfen.

Die von mir im Freien beobachteten Lichtgenußwerte von *Lepidium sativum* bewegen sich in der normalen Vegetationszeit zwischen 1 und $\frac{1}{10}$. Kultiviere ich in dieser Periode die genannte Pflanze, so gedeiht sie mehr oder minder üppig, blüht und fruchtet. Aber unterhalb $\frac{1}{10}$ blüht sie nicht mehr, sie vegetiert noch sehr schön bis etwa $\frac{1}{25}$ und produziert noch sichtlich organische Substanz bis $\frac{1}{30}$. Weiter noch abwärts tritt eine Verkümmerung ein, die in erster Linie auf mangelhafter, endlich fehlender Assimilation beruht, so daß schließlich nur mehr die Cotyledonen auf Kosten der Reservestoffe sich entwickeln. In der freien Natur finde ich aber die Pflanze nur bis zu $\frac{1}{10}$, also selbst noch bei diesem Minimum zum Blühen befähigt. Wie kommt es nun, daß ich im Freien (wild oder verwildert) die Pflanze nicht etwa bei $\frac{1}{20}-\frac{1}{25}$ finde, bei welcher Tagesbeleuchtung sie ja noch recht üppig aussieht? Sie sieht so üppig aus, daß sie niemand als eine etiolierte Pflanze bezeichnen wird. Sehr treffend könnte man diesen jedenfalls nicht normalen Zustand als den »nichtblühfähigen« bezeichnen. Wie man nun diesen Zustand benennen möge: Tatsache ist, daß es ein anomaler ist, ein Zustand, in welchem diese Pflanze im Freien nicht fortkommt und der Konkurrenz mit besser angepaßten Pflanzen unterliegt. Worin die Schwäche dieser Pflanze besteht, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Aber meine mit den Versuchspflanzen angestellten Experimente haben gezeigt, daß sie im höheren Grade ombrophob sind als die normalen Pflanzen und deshalb bei länger andauerndem Regen rasch zugrunde gehen. Es kommen wohl auch noch andere Momente in Betracht. So z. B. eine so starke Transpiration, daß ein feuchterer Boden für die Pflanze erforderlich wäre als jener, auf welchem sie normal fortkommt. Feuchter Boden sagt aber der Kresse nicht zu, weil, wie ich später noch genau auseinanderzusetzen haben werde, große Bodenfeuchtigkeit einer schädigenden Verpilzung der Wurzeln Vorschub leistet.

In diesen »nichtblühfähigen« Zustand können durch das Experiment vielleicht alle Pflanzen versetzt werden, aber in der freien Natur findet man Pflanzen, welche infolge ungenügender Beleuchtung im nichtblühfähigen Zustand vorkommen, nur selten, wie es scheint nur ausnahmsweise vor. Ich habe schon oben den Efeu und *Geranium pratense* als solche Ausnahmefälle angeführt. Diese Pflanzen bilden gut vegetierende Stöcke aus, unterhalb des Minimums des Lichtgenusses, oder wie ich oben sagte, des »normalen« Lichtgenusses. Aber für diese Pflanzen existiert noch ein zweites, ein »anomales«

Lichtminimum: die kleinste (mittlere) Lichtstärke, bei welcher diese Pflanzen noch vegetieren können[1]).

In der Regel scheint also ein solches »anomales« Lichtgenußminimum in der freien Natur nicht vorzukommen, während es sich im Experiment herbeiführen läßt. Wie ist es zu erklären, daß manche Pflanzen im »nichtblühfähigen Zustande« im Freien doch existenzfähig sind? Ich bin nicht imstande, diese Frage vollständig zu beantworten. Zweifellos bewahren sie sich, trotz starker Einschränkung der ihnen zufallenden Lichtstärke, eine außergewöhnliche Resistenz, welche sie befähigt, sich trotz der Konkurrenz zu behaupten. Ich finde die Blätter der nichtblühfähigen Sprosse des Efeu im hohen Grade ombrophil, merkwürdigerweise sogar noch im höheren Grade als die blühfähigen[2]). Auch die Blätter der »nichtblühfähigen« Stöcke von *Geranium pratense* zeigen gegenüber den Blättern der »blühfähigen« und blühenden keine augenfällige Ombrophobie, so daß erstere durch Regen nicht geschädigt werden.

Die mit Kresse angestellten Versuche haben weiter gelehrt, daß diese gleich beinahe allen anderen Annuellen sehr lichtbedürftige Pflanze im ausschließlich diffusen Licht zur normalen Entwicklung zu bringen ist, blüht und fruchtet, dabei keimfähigen Samen hervorbringend. Bei $\frac{1}{4}$ im diffusen Lichte kultiviert, entwickelt sie ihre grünen Vegetationsorgane viel reichlicher als im vollen Sonnenschein, blüht aber nicht so reichlich und bringt dementsprechend weniger Samen hervor, als die völlig frei exponierte Pflanze. Immerhin verhält sie sich im ausschließlich diffusen Lichte gänzlich normal, entsprechend dem Lichtgenuß $\frac{1}{4}$, welcher innerhalb der Grenzen des (normalen) Lichtgenusses gelegen ist. (S. Fig. 24 und 25.)

[1]) Über Pflanzen, welche gleich dem Efeu und dem *Geranium pratense*, in der freien Natur unterhalb des normalen Lichtgenußminimums noch zu vegetieren vermögen, habe ich nur wenige zusammenhängende Studien angestellt. Dieser nicht uninteressante Gegenstand bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten. Zweifellos existieren außer den beiden genannten Pflanzen noch manche, vielleicht nicht wenige andere, welche ein gleiches Verhalten darbieten, z. B. Gräser; so erklären sich die mehrfach genannten »Grasanflüge« in tiefem Waldesschatten. Wahrscheinlich gehören in dieselbe Kategorie auch viele Sukkulente, was ich aus mehreren an *Sedum*- und *Sempervivum*-Arten angestellten Beobachtungen ableiten möchte. So fand ich z. B. *Sedum album* (Friesach in Kärnten, 630 m Seehöhe) blühend bei $1-\frac{1}{11}$ (bei $\frac{1}{9}-\frac{1}{11}$ üppig, rein weiß blühend, mit tiefgrünen Kelchen); bei geringeren Lichtstärken (bis $\frac{1}{38}$) vegetierend, ohne Spur von Blütenbildung. Das normale Minimum liegt somit bei $\frac{1}{11}$, das anomale bei $\frac{1}{38}$. — Die Annuellen scheinen fast nie ein anomales Lichtgenußminimum aufzuweisen.

[2]) Ein merkwürdiger Ausnahmefall! Wie wir später sehen werden, ist unterbeleuchtetes Laub in der Regel im Vergleiche zu normal beleuchtetem ombrophob, oder doch schwächer ombrophil.

Sehr verwendbar bei der physiologischen Analyse des Lichtgenusses sind die oben bereits mitgeteilten Beobachtungen über das Ergrünen der Kresse bei normaler und bei Unterbeleuchtung. Bei dieser wird noch Chlorophyll gebildet (bis zu $\frac{1}{2000}$ des Tageslichtes) und tief unter dem Minimum (bei $\frac{1}{30}$) noch so reichlich, als nach Augenscheinbeurteilung bei der normalen Pflanze.

Wenn nun auch bei jedem Grade der Unterbeleuchtung ein stationäres Laubgrün festgestellt werden konnte, so zeigte sich doch, daß unterhalb des Minimums des Lichtgenusses eine mehr oder minder starke Verzögerung in der Chlorophyllbildung sich einstellt, während innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses die Chlorophyllbildung mit gleicher oder annähernd gleicher Geschwindigkeit vorsichgeht. Auch hat das stationäre Grün innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses den gleichen Farbenton[1]).

Ich komme nun zu den mit Ahorn (*Acer platanoides*) angestellten Versuchen, welche bezüglich des Ergrünens schon vorgeführt wurden. Ich habe die bei verschiedener Lichtstärke kultivierten Bäumchen auch in Hinsicht auf das morphologische Verhalten der Blätter geprüft und will zunächst die Resultate der diesbezüglichen Beobachtungen mitteilen.

Wie oben angeführt, wurde mit vier Versuchsbäumchen (*a*, *b*, *c*, *d*) experimentiert, von welchen eines (*a*) innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses (bis $\frac{1}{25}$) kultiviert wurde, während die anderen unterbeleuchtet waren (*b* erhielt $\frac{1}{60}$, *c* $\frac{1}{80}$ und *d* $\frac{1}{400}$ des gesamten Tageslichtes).

Die charakteristische Form des Ahornblattes blieb bei allen vier kultivierten Bäumchen erhalten, doch sprach sich der etiolierte Charakter bei den unterbeleuchteten Individuen (*b*, *c*, *d*) nicht nur in der Blattfarbe, sondern in der Überverlängerung der Blattstiele und in dem Zurückbleiben der Dimensionen der Blattspreite aus, wie folgende Zahlen lehren:

Lichtstärke, bei welcher die Bäumchen gezogen wurden	Mittlere Länge der Blattstiele	Mittlere Länge der Spreite	Mittlere Breite der Spreite
$\frac{1}{25}$	80 mm	70 mm	95 mm
$\frac{1}{60}$	88 „	66 „	90 „
$\frac{1}{80}$	150 „	63 „	84 „
$\frac{1}{400}$	210 „	42 „	50 „

[1]) Über die partielle Zerstörung des Chlorophylls bei L = 1 s. oben S. 236.

Aus diesen und einigen anderen ähnlichen Versuchen, ferner aus zahlreichen im Freien angestellten Beobachtungen geht hervor, daß sich die normale Formbildung der Ahornblätter genau innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses vollzieht und daß beim Unterschreiten des Minimums des Lichtgenusses sich schon der etiolierte Charakter zu zeigen beginnt. Ich habe dies schon früher rücksichtlich einiger anderer Pflanzen nachgewiesen[1]) und bei dieser Gelegenheit gezeigt, wie bei manchen diesbezüglich besonders empfindlichen Gewächsen selbst sehr geringe unterhalb des Lichtgenußminimums gelegene Lichtstärken bereits modifizierend in den Gestaltungsprozeß der Organe eingreifen.

Es wird also der normale Gestaltungsprozeß des Ahornblattes durch jene Lichtstärke in Schranken gehalten, welche durch die Grenzen des Lichtgenusses gegeben sind. Rücksichtlich der Chlorophyllbildung scheint es hingegen, als würden diese Grenzen insofern nicht eingehalten werden, als bis zu einer bestimmten Grenze auch unterhalb des Lichtgenußminimums ein starkes, anscheinend normales Grünwerden sich einstellt. Es stimmt aber dieses Grün doch nicht mehr mit dem stationären Grün des normal vegetierenden Baumes überein. Es tritt ferner, wie wir gesehen haben, unterhalb des Minimums des Lichtgenusses eine starke Verzögerung der Chlorophyllbildung ein.

Die an Kresse und Ahorn angestellten Beobachtungen haben zweierlei gelehrt: 1. daß innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses das spezifische Grün der Blätter gebildet wird und relativ sehr rasch dieses normale Grün sich einstellt, hingegen unterhalb des Lichtgenußminimums eine Verzögerung der Chlorophyllbildung Platz greift, welche sich desto stärker ausprägt, je schwächer das auf die Pflanze einwirkende Licht ist; 2. daß nur innerhalb der genannten Grenzen der normale Gestaltungsprozeß der Blätter stattfindet.

Unterhalb des Minimums des Lichtgenusses haben die Blätter der betreffenden Pflanzen weder die normale Gestalt noch den normalen Chlorophyllgehalt. Je geringer nun die Lichtstärke ist, bei welcher unterbeleuchtete Pflanzen sich entwickeln, desto größer sind die Abweichungen in der Farbe und in der Gestalt der Blätter. Erfolgt die Entwicklung gar bei Ausschluß des Lichtes, so wird gar kein Chlorophyll mehr gebildet und die Blätter erscheinen aufs äußerste reduziert. Man hat diese in Farbe und Gestalt der Blätter (und

[1]) Photom. Unters. I l. c. S. 315—346.

der tragenden Stengel) im Finstern zustande gekommene Ausbildung der Pflanzen als Etiolement bezeichnet. Nun besteht aber, wie wir gesehen haben, zwischen diesem vollkommenen Etiolement und jenen Abweichungen von der normalen Ausbildungsweise der Blattorgane, welche unterhalb des Minimums des (normalen) Lichtgenusses stattfinden, doch nur ein gradueller Unterschied. Es scheint mir deshalb zweckmäßig auch die in Rede stehenden Erscheinungen als Etiolement zu betrachten. Dementsprechend sind unter Etiolement jene Abweichungen der Gestalt und inneren Ausbildung der Pflanzen zu verstehen, welche sich unterhalb des Minimums des Lichtgenusses vollziehen.

Es war in der Pflanzenphysiologie lange Zeit üblich und ist es z. T. auch jetzt noch, unter Etiolement ausschließlich jene Veränderungen, welche an das Licht angewiesene Pflanzen im Finstern erfahren, zu verstehen, oder dieses Wort auch auf Veränderungen der Pflanzengestalt anzuwenden, die mit dem Etiolement s. st. ähnlich oder verwandt auch im hellen Lichte stattfinden, wodurch eine starke Begriffsverwirrung entstanden ist.

Mir scheint die eben deduzierte Begriffsbestimmung die naturgemäßeste zu sein. Ich habe schon vor längerer Zeit gezeigt, daß die spezifischen Erscheinungen des Etiolements nicht erst bei völliger Dunkelheit beginnen, sondern bei bestimmten Lichtintensitäten und habe gefunden, daß bei Pflanzen, welche auf hohe Lichtintensitäten angewiesen sind, selbst bei relativ beträchtlicher Lichtstärke das Etiolement seinen Anfang nimmt[1]). Unter Etiolement nur die in völliger Dunkelheit vor sich gehenden Veränderungen zu verstehen, ist eine nunmehr mit Recht von berufener Seite abgelehnte Einschränkung[2]).

Um Mißverständnissen vorzubeugen, bemerke ich, daß in jenen Fällen, in welchen man zwischen den Lichtverhältnissen der »blühfähigen« und der bloß vegetierenden Pflanzen zu unterscheiden hat, das Etiolement unterhalb jenes Lichtminimums beginnt, welches sich auf die vegetierende Pflanze bezieht, z. B. beim Efeu nicht auf jenen Wert, bei welchem das Blühen anhebt (Sommer: $\frac{1}{4.5}$), sondern auf jenen, bei welchem die nicht blühende Pflanze in der Natur angetroffen wird (Sommer: $\frac{1}{18}$). Wenn man unterhalb dieses Minimums den Efeu erzieht, so etioliert er. Natürlich stellt sich das stärkste Etiolement des Efeus in der Dunkelheit ein.

---

[1]) Photom. Unters. I. (1893) S. 315 (Beobachtungen über Etiolement).

[2]) Siehe hierüber Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II (1904) S. 98, 101, 114—116.

Etiolement und Ombrophobie. Indem unterhalb des Lichtgenußminimums das Etiolement einzutreten beginnt, bereiten sich in den betreffenden Pflanzen und ihren Organen Zustände vor, welche ihrem Leben eine Grenze setzen oder doch ihre Existenz gefährden. Auf Grund meiner Erfahrungen habe ich mir die Ansicht gebildet, daß der mit dem Etiolement eintretende ombrophobe Charakter die Hauptursache ist, warum ungenügend beleuchtete Pflanzen oder Pflanzenorgane geschädigt werden und entweder direkt zugrunde gehen oder den Kampf mit Konkurrenten nicht bestehen.

Wenn man einjährige Pflanzen aus Samen zieht und einen Teil der Keimlinge dem Lichte aussetzt, einen anderen aber im Dunkeln hält, so kann man sich leicht überzeugen, daß die ersteren der Einwirkung des Regens und überhaupt des Wassers gegenüber viel resistenter sind als die letzteren. Vergleichsweise sind die letzteren ombrophob. Um den Grad der Ombrophobie oder Ombrophilie eines Gewächses zu studieren, hat man die zu prüfenden Objekte unter sonst gleichen und günstigen Vegetationsbedingungen einer kontinuierlichen Traufe zu unterziehen. Rascher kommt man zum Ziele, wenn man die betreffenden Pflanzen oder Pflanzenteile unter Wasser getaucht stehen läßt[1]).

Lepidium sativum. Im Dezember und Januar angestellte Versuche ergaben, daß die unter Wasser getauchten (vollständig) etiolierten Keimlinge in 4—5 Tagen völlig zugrunde gingen, hingegen die im Tageslichte gezogenen sich 9—10 Tage grün, frisch, ja turgeszent hielten und hierauf ein Vergilben eintrat, dem später (nach 20 Tagen) erst Zersetzung folgte. — Im März angestellte Versuche lehrten, daß die etiolierten Keimlinge gleichfalls in 4—5 Tagen verfielen, während die im Tageslicht gezogenen 14—16 Tage grün und turgeszent sich erhielten und erst nach 32 Tagen jene Zersetzungserscheinungen darboten, welche die etiolierten nach 4—5 Tagen angenommen hatten. Die größere Helligkeit des März hatte den Keimlingen im Vergleich zu den im Dezember und Januar gezogenen die größere Resistenz verliehen. — Im Juni und Juli gezogene Pflänzchen sind der Einwirkung des Wassers gegenüber sehr resistent. Wenn die Pflanzen auch bei entsprechender Helligkeit (bis zu $L = \frac{1}{30} - \frac{1}{35}$ je nach der mittleren Tageshelligkeit[1]) nicht den blühfähigen Zustand erreichen, so vegetieren sie doch üppig und sind der Einwirkung des Wassers gegenüber doch sehr widerstandsfähig.

---

[1]) Wiesner, Über ombrophiles und ombrophobes Laub (1883).
Derselbe, Über das Vorherrschen der Ombrophilie im heiß-feuchten Tropengebiete (1894).

Phascolus multiflorus. März. Die Dunkelkeimlinge gehen unter Wasser in 8—9 Tagen zugrunde. Nach dieser Zeit sind die im Tageslichte kultivierten noch grün und turgeszent. Nach 12 Tagen lösen sich die Blätter, immer noch grün und turgeszent, von den Stengeln los, worauf sich bald Vergilbung und Fäulnis einstellt. Im Mai gezogene Dunkelkeimlinge werden unter Wasser gleichfalls nach 8—9 Tagen »matsch«, aber die im hellen Tageslichte gezogenen Pflanzen erhalten sich unter Wasser frisch und turgeszent durch 14—16 Tage, worauf sie gleichfalls bald vergilben und »matsch« werden.

Phalaris canariensis. April. Nach 3 Tagen waren die etiolierten Keimlinge unter Wasser »matsch« geworden. In dieser Zeit waren die am Lichte gezogenen noch ganz frisch und grün und erst nach 8 Tagen begannen die ältesten Blätter zu vergilben, während die jüngeren noch intakt erschienen. Bei Kultur im Mai und Juni waren die Lichtkeimlinge noch resistenter als die im April gezogenen.

Fichtenkeimlinge. Ein Teil der Keimlinge wurde im Finstern, ein Teil im Lichte kultiviert. Beide Aussaaten ergrünten im gleichen Grade. Die im Februar gezogenen Dunkelkeimlinge gingen, gleich den im März kultivierten, unter Wasser nach 18 Tagen vollkommen zugrunde. Die im Februar gezogenen Lichtkeimlinge wurden unter Wasser nach 27 Tagen »matsch«, die im März gezogenen aber erst nach 41 Tagen. Die Fichtenkeimlinge verhielten sich also nicht anders als die früher genannten. Bemerkenswert ist aber, daß die Dunkelkeimlinge der Fichte, obgleich sie normal ergrünten, doch im Vergleich zu den Lichtkeimlingen relativ ombrophober sind als die letzteren. Der Chlorphyllgehalt kann somit nicht die Ursache, oder nicht die einzige Ursache des relativ ombrophilen Charakters der Lichtkeimlinge sein.

Ich habe noch zahlreiche andere ähnliche Versuche mit staudenartigen Gewächsen angestellt, welche zu den gleichen Resultaten führten. Doch möchte ich durchaus noch nicht ableiten, daß das oben beschriebene Verhalten etiolierter und normaler Pflanzen allen kraut- und staudenartigen Gewächsen zuzuschreiben sei und werde deshalb zur Erklärung des Zustandekommens der Lichtgenußgrenze nur den oben erwähnten Typus heranziehen. Wir werden ja weiter unten bei Vorführung des analogen Verhaltens der Holzgewächse sehen, daß sie sich nicht gänzlich so wie die kraut- und staudenartigen Gewächse rücksichtlich der Einwirkung des Regens verhalten.

Aus den angeführten Versuchen ist zunächst mit Rücksicht auf die bezeichneten kraut- und staudenartigen Gewächse abzuleiten, daß dieselben unter der Einwirkung des Lichtes, insbesondere bei kräftiger Beleuchtung, relativ ombrophil werden und somit der Einwirkung des

Regens und der Feuchtigkeit relativ gut widerstehen, jedenfalls diesen Einflüssen gegenüber resistenter sind als Pflanzen der gleichen Art, welche bei geringerer Lichtstärke herangewachsen sind. Diese Resistenz muß dahin führen, die im stärkeren Lichte herangewachsenen Individuen in ihrer Existenz mehr zu sichern als die schwächerem Lichte ausgesetzt gewesenen, und den für ihre Lebenszwecke am besten beleuchteten die besseren Chancen im Konkurrenzkampfe zu bieten.

So wird es verständlich, daß in der freien Natur in der Regel nur normal ausgebildete Pflanzen auftreten, das sind eben diejenigen, welche innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses zur Entwicklung gekommen sind, indem die unterbeleuchteten, mehr oder weniger dem etiolierten Zustande verfallenen im Konkurrenzkampfe untergehen.

Ich habe sehr darauf geachtet zu erfahren, ob in der Natur nicht infolge ungenügender Beleuchtung verkümmerte Pflanzen zu finden sind. Das Resultat war ein fast gänzlich negatives. Erste Entwicklungsstadien etiolierter Keimlinge wird man wohl hin und wieder in der Natur finden, z. B. unter Steinen. Aber solche Keimlinge gehen entweder rasch zugrunde oder sie können sich, wenn sie später unter günstigere Verhältnisse kommen, noch normal weiter entwickeln. Hingegen finden sich, wenn auch außerordentlich selten, in der Natur halbetiolierte Pflanzen vor. So sah ich halbetiolierte Stöcke von *Hepatica triloba* mit überverlängerten Blattstielen und sehr verkümmerten Blattspreiten[1]). Hin und wieder beobachtete ich ein partielles Etiolement an im Freien vorkommenden Pflanzen, wenn nämlich ein Abschnitt ihrer Entwicklung unter günstigen, der andere unter ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen stattfand. Unter diesen Verhältnissen kann es vorkommen, daß die Pflanze im zweiten Abschnitt der Ausbildung verkümmert und nicht unter der Konkurrenz mit anderen Pflanzen, wie es sonst die Regel ist, einfach zugrunde geht. Als Beispiel führe ich einen Stock von *Lamium purpureum* an, welcher anfangs April in einer noch nicht belaubten Au seine Blätter entwickelte, ohne noch zu blühen. Im Schatten der sich belaubenden Au etiolierten die oberen Stengelglieder, die Blätter blieben klein, und es entwickelten sich nur wenige Blüten mit kleinen weißlichen Corollen. Den anderen Fall beobachtete ich im tiefen Schatten an *Galium aparine*, *Geranium Robertianum* und mehreren anderen Pflanzen, wo dieselben spärlich und ohne Konkurrenz mit anderen Gewächsen vorkamen. Die Pflanzen blieben im ganzen klein, bildeten aber

[1]) Über das Wachstum der Blätter von *Hepatica triloba* bei verschiedenen Lichtintensitäten und im Dunkeln, s. Wiesner, Lichtgenuß der Pflanzen in Wien, Kairo und Buitenzorg (1895) l. c. S. 637—640.

gewöhnlich überverlängerte Stengel, kleine grüngelbliche Blätter und brachten nur wenige kleine Blüten hervor. Tritt also eine Pflanze im Freien, was ja der Regel entspricht, unter den ihr zusagendsten Lichtverhältnissen auf, dann gedeiht sie auch; keimt sie aber auf Standorten auf, welche ihrem Lichtbedürfnis nicht entsprechen, so verkümmert sie nicht (wie im Experiment bei ungenügender oder fehlender Beleuchtung, oder im Freien, wenn sie ohne Konkurrenz mit anderen Pflanzen auftritt), sondern sie wird im Kampfe mit anderen, für ihre Lebensverhältnisse in günstigerem Lichte stehenden Pflanzen völlig unterdrückt[1]).

Nunmehr wird es, zunächst mit Rücksicht auf die oben näher bezeichneten — möglicherweise auf alle — krautigen und staudenartigen Landpflanzen klar geworden sein, daß sich dieselben unter den natürlichen Bedingungen ihres Daseins innerhalb bestimmter Intensitätsgrenzen des Lichtes halten müssen, um existieren zu können, indem die Unterbeleuchtung sie durch Auftreten von Eigenschaften, die im vollständigen Etiolement ihren schärfsten Ausdruck finden, schwächt und zum Konkurrenzkampfe unfähig macht.

Es soll nun untersucht werden, ob nicht auch die Holzgewächse durch Unterbeleuchtung einer ähnlichen Einschränkung ihrer Existenz unterliegen.

Im allgemeinen fand ich bei dem Laub der Bäume und Sträucher ein gleiches Verhalten wie bei dem Laube der untersuchten kraut- und staudenartigen Pflanzen. Tatsächlich wird man an im Freien auftretenden Holgewächsen die Erscheinungen des Etiolements nicht oder nur ausnahmsweise ausgeprägt finden.

Meine Versuche wurden hauptsächlich mit Weiden, Ulmen, Linden, *Ligustrum vulgare* und mit der bekannten *Weigelia rosea* unserer Gärten vorgenommen. Hier ergab sich ausnahmslos, daß die etiolierten Sprosse in kontinuierlicher Traufe, bez. unter Wasser rascher verfielen als die am Lichte zur normalen Entwicklung gebrachten. Auch im schwach etiolierten Zustande gab sich stets eine geringere Ombrophilie, bezw. stärkere Ombrophobie zu erkennen. Ja selbst, wenn in normaler Entwicklung begriffene Blätter verdunkelt wurden, stellte sich unter Wasser ein rascheres Zugrundegehen ein, als wenn dieselben im Lichte belassen wurden. Beim Liguster und einigen anderen Holzgewächsen überzeugte ich mich, daß selbst ausgewachsene Blätter, dunkel gehalten, einer relativ stärkeren Ombrophobie unterliegen als

[1]) Die oben genannten Fälle kümmerlicher Entwicklung von im Freien vorkommenden Pflanzen infolge partiellen Etiolements habe ich schon früher mitgeteilt, l. c. S. 607.

normal beleuchtete. Dieser gesteigerte ombrophobe Charakter verdunkelter Blätter scheint auch mit dem Prozeß der Laubablösung im Zusammenhange zu stehen, denn mit dem Eintritt sichtlicher Ombrophobie des Laubes oder bald darauf, oder selbst kurze Zeit vorher, beginnt gewöhnlich auch die organische Ablösung der Blätter.

Nicht alle Pflanzen neigen im starken Lichte zur Ombrophilie. Einen auffallenden Ausnahmefall bildet der Efeu. Ich habe ausgewachsene Blätter von »blühfähigem« und gewöhnlichem Efeu der Einwirkung des Wassers ausgesetzt und habe bisher ausnahmslos gefunden, daß die ersteren, in vollem Sonnenschein zur Entwicklung gekommenen im Vergleich zu den Schattentrieben ombrophob sind. Erstere waren im Wasser schon ganz in Fäulnis übergegangen, während die letzteren noch anscheinend ganz frisch sich erhalten hatten. Dieser Ausnahmsfall ist deshalb besonders interessant, weil er uns erklärt, warum gerade der Efeu im nicht blühfähigen Zustande bei einem auffällig niedrig gelegenen Lichtminimum sich so gut erhält. Daß die blühfähigen Sprosse des Efeus unter der ihr eigenen relativ geringen Ombrophilie nicht zu leiden haben, erklärt sich wohl daraus, daß dieselben, wenn schon dem Regen ausgesetzt, dessen Wirkungen in viel geringerem Maße unterliegen, als die schattenständigen Triebe, welche sich nicht so rasch des sie benetzenden Wassers entledigen können, als die an den sonnigsten Orten vorkommenden blühfähigen oder blühenden Sprosse.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen ist wohl zu ersehen, daß durch Beleuchtung unterhalb des Minimums des Lichtgenusses, durch beginnendes Etiolement und durch sonstige Wirkungen der Unterbeleuchtung Zustände geschaffen werden, welche die Widerstandskraft der Organe, äußeren Einflüssen gegenüber, vermindern und die sich am deutlichsten in der Annahme eines relativ ombrophoben Charakters des Laubes äußern, die aber wohl auch andere das Leben der unterbeleuchteten Organe gefährdende Folgen haben dürften.

Diesbezüglich möchte ich noch auf eine Tatsache aufmerksam machen, die mit der Tendenz etiolierter Pflanzenteile zur Ombrophobie wohl im Zusammenhange stehen dürfte, nämlich mit der Neigung solcher Organe zu raschem Verfall durch Fäulnis. Ich habe dies an etiolierten Keimlingen der verschiedensten Pflanzenarten und auch sonst an etiolierten Organen beobachtet.

Kaum, daß solche Keimlinge oder Sprosse ihr Wachstum einstellen, bilden sich an den Stengeln Fäulnisflecke. Bei etiolierten Papilionaceenkeimlingen treten häufig kurz nach Beendigung des Längenwachstums solche faulende Stellen zutage, aber trotzdem entwickeln sich manchmal aus den Achseln der schon abgefallenen Kotyledonen

oder der untersten Niederblätter kleine, bald verkümmernde Sprosse, zum Beweise, daß noch nicht alle Reservestoffe aufgebraucht sind. Trotzdem ist der Organismus solcher Keimlinge schon so erschüttert, daß er äußeren Angriffen nicht Widerstand leistet und namentlich rasch eine Beute der Fäulnisbakterien wird. Bringt man stark ergrünte und normal sprossende Keimlinge mit solchen am Ende ihres Wachstums angekommenen etiolierten Keimlingen derselben Art unter einen dunklen Rezipienten und sorgt man auch für absolut feuchten Raum, so gehen die letzteren rasch zugrunde, während sich die im normalen Zustande in diesen Raum gebrachten Keimlinge unter diesen ihre Weiterentwicklung stark beeinträchtigenden Verhältnissen noch lange erhalten.

Kohlensäureassimilation und Lichtgenuß. Behufs Prüfung dieses Verhältnisses knüpfe ich an die oben beschriebenen, mit Ahorn vorgenommenen Versuche an. Das Lichtgenußmaximum von *Acer platanoides* ist nach den im Freien um Wien angestellten Beobachtungen = 1, das Minimum fällt hier auf $\frac{1}{55}$. Prüft man die Blätter dieses Baumes im Sommer um Mittag auf das Vorkommen autochthoner Stärke in den Chlorophyllkörnern, so findet man dieselbe in allen Blättern von der Peripherie der Baumkrone an bis fast zu den innersten Blättern. Die Menge der autochthonen Stärke nimmt aber von den am stärksten beleuchteten Blättern zu den am meisten beschatteten ab und in den letzten ist entweder gar keine Stärke oder diese nur mehr in Spuren nachweisbar. Aus diesen Versuchen läßt sich ableiten, daß bei dem genannten Baume unter den günstigsten Beleuchtungsverhältnissen die Kohlensäureassimilation nur innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses stattfindet. Dasselbe bestätigen auch die mit in Kübeln kultiviertem Ahorn vorgenommenen Versuche. Ein Bäumchen, welches bei einer in mittlerer konstanter Helligkeit von dem vierten Teil des Gesamtlichtes ($= \frac{1}{25}$) kultiviert wurde, ließ im Laube zu Mittag Stärkebildung erkennen. Schon auf Grund der bekannten Sachsschen Probe ließ sich eine für das freie Auge erkennbare Stärkebildung nachweisen. Nicht so bei jenen Bäumchen, welche bei einer durchschnittlichen Helligkeit von $\frac{1}{60}$, $\frac{1}{80}$ und $\frac{1}{400}$ gezogen wurden. Auch die mikroskopische Untersuchung gab hier ein negatives Resultat. Der Aufbau der letztjährigen Sprosse mußte hier auf Kosten der angesammelten Reservestoffe stattgefunden haben. Dabei ist zu beachten, daß der Lichtzufluß durchaus unterhalb des Minimums des Lichtgenusses erfolgte.

Auch an anderen Bäumen mit sehr niederem Lichtgenußminimum habe ich die gleiche Beobachtung gemacht, daß nämlich die Assimilation der Kohlensäure im Minimum des Lichtgenusses erlischt, so

z. B. an der Buche, bezüglich welchen Baumes ich dieses Verhältnis schon vor Jahren nachwies[1]).

Je mehr das Lichtgenußminimum steigt, desto weniger deutlich wird diese Relation und bei sehr hohem Lichtgenußminimum hat es den Anschein, als wenn in allen Schichten der Krone, bis ins Innere hinein, also bei allen Graden des Lichtgenusses, die Assimilation der Kohlensäure in gleicher Stärke vor sich gehen würde. Bei Anwendung der Sachsschen Stärkeprobe findet man keinen auffälligen Unterschied in der durch Jodfärbung der Stärke hervorgerufenen Färbung der Blätter. So z. B. bei der Birke.

Ein von V. Grafe im pflanzenphysiologischen Institute ausgeführter Versuch zeigt aber doch, daß auch bei der Birke mit Unterschreiten des Lichtgenußminimums nur mehr eine höchst geschwächte Assimilation der Kohlensäure stattfindet und schon in der Nähe des Minimums eine Verminderung der Kohlensäureassimilation erkennbar wird. Der betreffende Versuch wurde parallel mit Buchen- und Birkenlaub anfangs Juli vorgenommen.

Gleiche Lebendgewichte von frisch abgeschnittenen Blättern dieser beiden Baumarten wurden nach Entfernung (bzw. Verbrauch) des Sauerstoffs der Intercellularluft in kohlensäurehaltigem Wasser so aufgestellt, daß die im Lichte ausgeschiedene Gasmenge gesammelt und auf Sauerstoff geprüft werden konnte. Das im Lichte angesammelte Gas wurde in ein Gefäß geleitet, welches bei Ausschluß von Luft mit Indigweißlösung (durch Reduktion aus Indigblaulösung bereitet) gefüllt worden war.

Es ergab sich für eine Intensität $= \frac{1}{6}$ (maximale Lichtstärke des Gesamtlichtes 0.825) intensive Blaufärbung der Indigweißlösung für Buche, ausgesprochen schwächere für Birke. Bei einer Intensität $= \frac{1}{10}$ starke Blaufärbung bei Buche, aber nur mehr eine Spur von Blaufärbung bei Birke.

Unterhalb des Lichtgenußminimums der Birke findet also noch eine schwache Kohlensäureassimilation statt, was wohl im Einklange damit steht, daß bei diesem Baume innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses $(1 - \frac{1}{9})$ nach Ausweis der Sachsschen Stärkeprobe in allen Regionen der Krone noch deutlich, anscheinend gleichstark assimiliert wird.

Man erkennt aber auch aus diesem Versuche, daß bei einer Lichtintensität, bei welcher das Birkenblatt nur schwach assimiliert, noch eine starke Assimilation des Buchenblattes stattfindet.

Vergleichende Versuche, welche mit Birkenlaub bei gleicher

[1]) Lichtgenuß der Pflanzen von Wien usw. (1895) l. c. S. 694.

Intensität des Gesamtlichtes und einem Lichtzufluß $= \frac{1}{30}$ angestellt wurden, ergaben ein völlig negatives Resultat. Es folgt daraus allerdings nicht, daß unter diesen Verhältnissen gar kein Sauerstoff mehr ausgeschieden wurde, es könnte ja der ausgeschiedene Sauerstoff von der Pflanze veratmet worden sein. Jedenfalls findet selbst bei großer Intensität des äußeren Lichtes keine nachweisliche Produktion organischer Substanz statt, wenn die Lichtreduktion bis auf $\frac{1}{30}$ hinabgeht. $\frac{1}{30}$ liegt aber noch oberhalb des Lichtgenußminimums des Buchenblattes.

Daß bei allen Holzgewächsen vom Minimum des Lichtgenusses ab und bei dichtbelaubten Bäumen wahrscheinlich sogar auch schon darüber die Kohlensäureassimilation erlischt, ist mit zwei anderen Erscheinungen ursächlich verknüpft: mit der oben bereits erwähnten, bei andauernd niederer Beleuchtung sich einstellenden partiellen Zerstörung des Chlorophylls und mit dem frühzeitigen Abfall der ältesten bei starker Laubentfaltung früh verkümmerten Blätter (»Frühlingslaubfall«). Die partielle Zerstörung des Chlorophylls und die sistierte Kohlensäureassimilation sind die Ursachen der baldigst an solchen Gewächsen sich einstellenden Laubreduktion. Daß auf diesen auf Unterbeleuchtung zurückzuführenden Verhältnissen auch die Konstanterhaltung des Minimums des relativen Lichtgenusses, wenn auch nicht ausschließlich, so doch in erster Linie beruht, kann wohl keinem Zweifel unterliegen.

Vom ökologischen Standpunkte aus muß angesichts der Tatsache, daß bei dichter belaubten und infolgedessen einem niedrig liegenden Lichtgenußminimum unterworfenen Bäumen die Blätter des innersten Kronenanteils nicht oder nur minimal die Kohlensäure assimilieren, die Frage auftauchen, welchen Zweck diese inneren Blätter der Krone reichbelaubter Holzgewächse haben? Wenn man erwägt, welche Bedeutung die Transpiration für die Holzgewächse im allgemeinen und im besonderen für die reichbelaubten besitzt und wie beispielsweise die Leistung der durch das Licht bewirkten Arbeit im höherem Maße der Transpiration als der Assimimilation der Kohlensäure und des Wassers zugute kommt, so wird man den Gedanken nicht abweisen können, daß solche Blätter durch ihre Transpiration dem Gesamtorganismus noch dienen können. Auch sind sie eine Reserve für den Baum in dem Falle, daß ein Teil des Laubes durch Astbruch, Hitzelaubfall usw. verloren geht, wobei die nunmehr in günstigere Beleuchtungsverhältnisse gelangenden Blätter wieder in den Stand gesetzt sind, der Kohlensäureassimilation zu dienen. Daß tatsächlich in der Tiefe der Krone stehende, nicht assimilierende Blätter bei günstiger Beleuchtung wieder die Produktion der organischen Substanz auf-

nehmen, davon kann man sich durch den Versuch leicht überzeugen. Selbstverständlich müssen gesunde Blätter zu diesem Versuche herangezogen werden, nicht aber schon zu stark entgrünte oder gar vergilbte Blätter.

Es ist selbstverständlich, daß mit sinkender Tageslichtintensität die Assimilation der Kohlensäure selbst noch innerhalb der Grenzen des relativen Lichtgenusses aufhört. Die verschiedenen Baumarten verhalten sich diesbezüglich verschieden, indem die eine bei niederer, die andere bei höherer Lichtintensität ihr Assimilationsgeschäft beginnt[1]). Je größer die maximale Tageslichtintensität ist, desto länger wird der Zeitraum sein, innerhalb welches am Tage assimiliert wird, im Sommer länger als im Frühling und Herbst.

Aus den vorstehenden Auseinandersetzungen ist zu ersehen, daß im großen ganzen die Holzgewächse nur innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses das Geschäft der Kohlensäureassimilation verrichten. Dieser Prozeß greift also sehr tief in die Regelung des Lichtgenusses ein, indem mit dem Aufhören dieses Prozesses häufig die Lebensfähigkeit des Blattes erlischt und dasselbe abgeworfen wird oder abstirbt[2]). Es gilt dies aber durchaus nicht für alle Holzgewächse, sondern, wie ich in einem vorhergegangenem Abschnitte (Laubfall und Lichtgenuß) gezeigt habe, für die sommergrünen, während die wintergrünen eine lang andauernde Ausschaltung der Kohlensäureassimilation ertragen, ohne daß das Laub abstirbt oder abgeworfen wird.

Wie ich oben zeigte, kann bei krautigen Gewächsen auch unterhalb des (normalen) Lichtgenußminimums Kohlensäureassimilation stattfinden, wie dies für die Kresse dargelegt wurde. Hier greift also die Kohlensäureassimilation nicht in die Regelung des (normalen) Lichtgenusses ein. Ob dies aber für alle krautigen Gewächse Geltung hat, kann ich wegen Mangel an ausreichenden Beobachtungen nicht behaupten. Im Experiment dürfte es wahrscheinlich oft gelingen, derlei Pflanzen unterhalb der Grenzen des normalen Lichtgenußminimums zur starken vegetativen Weiterentwicklung zu verhelfen. In der Natur kommen sie aber gewiß seltener vor als Pflanzen mit normalem Lichtgenuß. Erstere sind, wie wir gesehen haben, Gewächse, welche in der

---

[1]) Nähere Daten hierüber: Lichtgenuß der Pflanzen von Wien usw. (1895) S. 693 ff.

[2]) Bekanntlich hat Th. d. Saussure (1804) auf Grund von Versuchen, die mit verschiedenen Holzgewächsen (*Prunus domestica*, *Amygdalus persica*, *Ligustrum vulgare* u. a.) vorgenommen wurden, gezeigt, daß an der Kohlensäureassimilation dauernd verhinderte Blätter alsbald zugrunde gehen. Es ist diese Angabe später verallgemeinert worden und wurde zur herrschenden Lehre, welche noch in neuester Zeit von Vöchting (1891) und L. Jost (1894), von letzterem aber schon mit (auf das Laubblatt der Buche bezugnehmender) Einschränkung vertreten wird.

Natur bei Unterbeleuchtung nicht zugrunde gehen, vielmehr sich vegetativ erhalten, ohne den blühfähigen Zustand zu erreichen.

Immerhin geht wohl aus den mitgeteilten Beobachtungen hervor, daß der Prozeß der Kohlensäureassimilation tief in die Regelung des Lichtgenusses der Pflanzen eingreift.

Lichtverwertung im Inneren der Pflanzenorgane. Im Begriff »Lichtgenuß« kommt nur das auf die Pflanze wirkende äußere Licht zum Ausdruck. Wieviel von diesem äußeren Lichte in die Pflanze einstrahlt und wieviel von dem eingestrahlten Lichte in der Pflanze zur Wirkung kommt, wird durch die betreffenden Zahlenwerte nicht ausgesprochen.

Da es sich hier um den Versuch einer physiologischen Analyse des Lichtgenusses handelt, können wir von der Frage nicht ganz absehen, wie groß die Lichtanteile sind, welche in die Gewebe faktisch eindringend, in denselben zur Verwendung kommen. Tiefer in diese schwierige Frage hier einzudringen, ist wegen der Lückenhaftigkeit der entsprechenden Kenntnisse unmöglich. Es soll hier nur gezeigt werden, wie durch Heranziehung einschlägiger, schon bekannter und einiger weniger hier zuerst angeführter Tatsachen der Lichtgenuß vom physiologischen Standpunkte aus dem Verständnis nähergebracht werden kann.

Ich gehe zunächst von der Tatsache aus, daß zur Entstehung des Chlorophyllfarbstoffes in der Pflanze eine weitaus geringere Lichtstärke ausreicht, als zur Kohlensäureassimilation erforderlich ist. Die physiologischen Minima sind, wie die oben angeführten Zahlen lehren, für beide Prozesse so ungemein verschieden, daß man eine Erklärung dieses merkwürdigen Verhaltens der Pflanze um so mehr zu suchen sich gedrängt fühlt, als sichtlich beide Prozesse bei demselben Werte des Lichtgenusses, also bei derselben oder nahezu derselben Stärke des äußeren Lichtes vor sich gehen. Für diese Gewächse gilt aber als Regel, daß im Innern der Pflanze die Entstehung des Chlorophyllfarbstoffes bei viel niedrigeren Lichtintensitäten erfolgt, als die Kohlensäureassimilation. Gewöhnlich sind ja die ergrünenden Organe in den Knospen eingehüllt, durch älteres Laub gedeckt, oder so zum starken Lichte orientiert, daß die Chlorophyllbildung in einem verhältnismäßig sehr gemilderten Lichte erfolgt. Wenn aber das ergrünende Laub eines solchen Schutzes durch fremde Organe entbehrt, so ist es gewöhnlich, wie z. B. das Blatt von *Tussilago Farfara* oder von *Populus alba*, auf der Oberseite durch einen dichten Haarfilz oder in ähnlicher Weise vor zu starker Lichtwirkung geschützt, und unter dem Schutze eines solchen lichtdämpfend wirkenden Schirmes erfolgt das Ergrünen. Wenn aber ein Blatt an das Licht tritt, ohne genügend

gegen die Wirkungen sehr intensiver Strahlung geschützt zu sein, so geht sein völliges Ergrünen langsam und unregelmäßig vor sich, wie die Nadeln unserer immergrünen Koniferen lehren[1]), deren volles Ergrünen gewöhnlich erst im zweiten Jahre erfolgt, wie wir schon früher gesehen haben. Die Nadeln der Koniferen sind uns auch ein Beispiel dafür, daß ein sehr starkes Licht insofern die Chlorophyllbildung nicht begünstigt, als ein Teil des gebildeten Chlorophylls zerstört wird. Das haben wir ja auch oben beim Ergrünen der Kressekeimlinge gesehen, welche unter normalen Vegetationsbedingungen bei $L = \frac{1}{2}$ tiefer grün werden als bei $L = 1$.

So haben sich also die Gewächse darauf eingerichtet, für die Entstehung des Chlorophyllfarbstoffes ein relativ schwaches Licht den im Ergrünen begriffenen Chlorophyllkörnern zuzuführen. Dieselben Pflanzen sind aber auch so eingerichtet, daß ihren schon ausgebildeten und nunmehr funktionsfähig gewordenen Chlorophyllkörnern ein viel stärkeres Licht zukommt, als zur Entstehung des Chlorophyllpigments erforderlich ist. Assimilierende Blätter haben längst die Knospe verlassen, stehen nicht unter dem starken Schutze anderer Blätter und wenn zur Zeit der Entstehung des Chlorophyllpigments das Blatt mit einem Haarfilz bedeckt war (*Tussilago Farfara*, *Populus alba*), so wird der letztere von den Oberseiten der Blätter abgeworfen, um zu den nunmehr ergrünten Chlorophyllkörnern eine größere Lichtmenge zuzulassen[1]).

Wir haben oben gesehen, daß die Lichtstärke, bei welcher *Acer platanoides* die Kohlensäure assimiliert, nicht unter $\frac{1}{35}$ des gesamten Tageslichtes sinkt. Aber die Chlorophyllbildung geht zur gleichen Zeit noch bei $\frac{1}{400}$ des gesamten Tageslichtes vor sich. Freilich wird, wie wir gesehen haben, innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses die Chlorophyllbildung beschleunigt im Vergleiche zur Unterbeleuchtung. Bezüglich der Kresse wurde konstatiert, daß zur normalen Vegetationszeit dieser Pflanzen das Ergrünen bis zu $\frac{1}{20000}$ des Gesamtlichtes reicht, noch bei $\frac{1}{30}$ lebhaftes Ergrünen sich einstellt, aber innerhalb der Grenzen des normalen Lichtgenusses $(1-\frac{1}{10})$ die Chlorophyllbildung am raschesten vor sich geht. Bei Pflanzen, welche wie die Kresse keinen anderen äußeren Lichtschutz besitzen als den, daß die Blätter von einer chlorophyllfreien Oberhaut bedeckt und die chlorophyllhaltigen Zellen von Protoplasma und Zellhaut umgeben sind, ferner, daß die jungen Blätter aufgerichtet und z. T. von älteren schon ergrünten Blättern umgeben sind, darf wohl angenommen werden, daß früh am Tage das Ergrünen beginnt und später erst die Kohlensäureassimilation einsetzt, so daß an einem und demselben Tage Chloro-

[1]) Wiesner, Schutz des Chlorophylls (1876).

phyll gebildet und später im Chlorophyllkorn Kohlensäure und Wasser assimiliert werden. Aber dort, wo ein ausgesprochener Lichtschutz zur Zeit der Entstehung des Chlorophylls vorhanden ist, der nach erfolgter Ausbildung des Chlorophyllkeims wieder aufgehoben wird (*Tussilago Farfara*, *Populus alba* usw.), ist die Entstehung des Chlorophylls vom Beginn der Kohlensäureassimilation durch Tage getrennt, wenn gleich die Wirkung des äußeren Lichtes, also der Lichtgenuß, konstant geblieben ist.

Mit Rücksicht auf die Holzgewächse und die grünen krautigen Pflanzen kann man es als Regel aussprechen, daß die Entstehung des Chlorophylls in den Blättern bei niedrigerer Lichtstärke vor sich geht als die von Chlorophyll abhängige Kohlensäureassimilation. Und doch werden in der genannten Pflanze diese beiden weit voneinander verschiedenen Lichtstärken durch ein gleich oder angenähert gleich starkes äußeres Licht hervorgerufen: es ist die spezifische Organisation der Pflanze, ferner die Fähigkeit der spezifischen Orientierung des chlorophyllführenden Organs zum Lichte, welche die Lichtstärke innerhalb der Pflanzen so regeln, daß selbst bei gleichem äußerem Licht in dem entsprechenden Entwicklungszustand die erforderliche Bestrahlung erfolge.

Bei manchen niederen Pflanzen, namentlich Algen, stellt sich nicht nur die Entstehung des Chlorophyllpigmentes, sondern auch die Kohlensäureassimilation bei sehr niedrigen Lichtintensitäten ein; auch bei den Algenanteilen der Flechten, bei welchen letzteren bekanntlich Alge und Pilz symbiotisch miteinander vereinigt sind. Die Flechtenalgen sind nicht nur in bezug auf die Entstehung des Chlorophylls, sondern auch der Kohlensäureassimilation auf niedrige Lichtstärke angewiesen, und doch kommen diese Algen beherbergenden Flechten häufig auf den sonnigsten Standorten vor. Die Flechte als Ganzes kann sich also sehr hohen Lichtstärken anpassen. Der Lichtschirm für das entstehende und für das funktionierende Chlorophyll ist jener Pilzanteil der Flechte, welcher gewöhnlich als Rinde bezeichnet wird. Auf sehr lichtarmen Standorten fehlen normal ausgebildete Flechten; dieselben sind reduziert auf sorediale Anflüge, bei welchen das Pilzelement gegenüber dem Algenelement stark in den Hintergrund tritt. Es ist dies eine sehr bemerkenswerte Tatsache, welche zu genauen Untersuchungen anregt.

Wir verstehen, daß auf so tief schattigen Standorten die Flechtenalge gedeiht; aber wie ist es zu begreifen, daß das Pilzmycelium der Flechte im Schatten fast unterdrückt wird? Unsere bisherigen Erfahrungen lehren ja, daß — wenn von den namentlich durch Brefelds Untersuchungen bekannt gewordenen Ausnahmen abgesehen wird —

die Pilzgewebe sich im Finstern normal entwickeln. Und hier scheint der Fall vorzuliegen, daß geradezu eine Beförderung des Wachstums dieser Gewebe im starken Lichte stattfindet. Es würde der Mühe lohnen, zu erforschen, ob die Flechtenpilze zu ihrer normalen Entwicklung Licht benötigen. Die oben angeführte Tatsache, daß die Apothezien mancher Flechten geradezu eine fixe Lichtlage annehmen (s. oben S. 122) spricht wohl für eine Anpassung der Flechtenpilze an das Licht.

Ich erinnere daran, daß sterile Collemma-Arten ein außerordentlich niedriges Lichtgenußminimum aufweisen ($\frac{1}{157}$), welches auf eine Lichtreduktion hinweist, die in unseren schattigsten Wäldern nicht erreicht wird, wohl aber in Höhlen und Klammen, wo solche Collemma-Formen zu finden sind, zustande kommen kann.

Die außerordentlich geringe Lichtintensität, bei welcher die Flechtenalgen noch den Chlorophyllfarbstoff ausbilden und zweifellos auch noch Kohlensäure assimilieren, beweist, wie viel Licht in der Rinde der Flechten absorbiert werden muß. Ich habe die Rinde von *Sticta pulmonaria* von Mark und Goniden befreit und sodann auf ihre Lichtabsorption geprüft. Um zu erfahren, wie viel vom sichtbaren Spektrum (Rot—Violett) absorbiert wird, wobei also sowohl auf jene Strahlen Rücksicht genommen wurde, welche bei der Chlorophyllentstehung, als auch auf jene, welche bei der Kohlensäureassimilation am meisten beteiligt sind, bediente ich mich des Rhodaminpapiers, wobei ich fand, daß das äußere Licht durch das Rindengewebe auf $\frac{1}{80}$—$\frac{1}{125}$ reduziert wird. *Sticta pulmonaria* ist aber eine Schattenflechte. Nehme ich als Maß für die größte Helligkeit des äußeren Lichtes = 0.5 (Bunsen) an, was selbst für den Hochsommer sehr hoch gegriffen ist, so käme, durch dasselbe Maß ausgedrückt, den Gonidien dieser Flechte zur Zeit der stärksten Beleuchtung ein Licht zu, dessen Intensität = 0.006—0.004 ist.

Einschränkung der Weiterentwicklung unterbeleuchteter Pflanzen durch Wurzelpilze. In einem vorangegangenen Abschnitte wurde gezeigt, daß die annuellen Pflanzen, welche auf hohe Lichtstärken angewiesen sind, bei Unterbeleuchtung und entsprechender Bodenfeuchtigkeit durch Pilze geschädigt werden, welche sich an den Wurzeln dieser Pflanzen ansiedeln. Höchst auffällig tritt uns diese Erscheinung bei der Kresse entgegen, welche im schwachen Lichte aufkeimend, sich selbst bei Kultur im feuchten Raume nach einiger Zeit nicht mehr aufrecht zu erhalten vermag, sondern umfällt. Die Ursache dieser Erscheinung ist die Schrumpfung der Wurzel, welche die über ihr stehenden Keimteile nicht mehr zu tragen vermag. Die enorme Zusammenziehung der Wurzel ist aber auf die schädigende Wirkung der angesiedelten Pilze zurückzuführen.

So wird der Lichtgenuß dieser Pflanze auch durch die schädigende Wirkung von an ihren Wurzeln angesiedelten Pilzen in Schranken gehalten. Denn von einer bestimmten Lichtstärke an sind die Bedingungen für eine schädigende Wurzelsymbiose nicht gegeben; sobald aber diese Lichtstärke unterschritten wird, verfällt die Pflanze der schädigenden Wirkung des an der Wurzel angesiedelten Pilzes[1]).

Zusammenfassung. Aus obiger Darstellung ergibt sich folgendes Bild über das Zustandekommen der Grenzen des Lichtgenusses.

Die Regelung der Grenzen des Lichtgenusses erfolgt durch das Zusammenwirken zahlreicher physiologischer Faktoren.

In erster Linie scheint die Kohlensäureassimilation in die Regelung des Lichtgenusses einzugreifen, indem im großen ganzen beim Minimum des Lichtgenusses die Fähigkeit des Laubes zur Kohlensäureassimilation erlischt. Bei dichtbelaubten Bäumen wird bezüglich der Kohlensäureassimilation das Lichtgenußminimum mehr oder weniger stark überschritten, bei sehr armlaubigen Holzgewächsen hingegen unterschritten, so daß hier sichtlich noch andere Faktoren in die Regelung des Lichtgenusses eingreifen.

Die Chlorophyllbildung erfolgt auch noch tief unterhalb des Minimums des Lichtgenusses. Daß aber an der normal vegetierenden Pflanze, trotz des starken Lichtes, auf welches sie angewiesen ist, doch nur ein schwaches Licht den Chlorophyllkörnern zugeführt wird, liegt in den bekannten Einrichtungen der Pflanzen zum Lichtschutz der Chlorophyllkörner. Wenn diese Einrichtungen nicht vorhanden oder ungenügend ausgebildet sind, so wird das Ergrünen unregelmäßig und die Bildung des stationären Grüns wird weit hinaus geschoben und vollendet sich oft erst in der nächsten oder sogar zweitnächsten Vegetationsperiode.

Wenn nun auch noch tief unterhalb des Minimums des Lichtgenusses Chlorophyllbildung eintritt, so wird das spezifische stationäre Grün der Pflanze streng genommen nur innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses gebildet. Nur innerhalb dieser Grenzen erfolgt die Bildung desselben rasch, während sonst das stationäre Grün desto später erreicht wird, je geringer die Lichtstärke ist.

Nur innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses vollzieht sich die normale Gestaltbildung der Organe. Unterhalb des Minimums des Lichtgenusses beginnt bereits das Etiolement, welches desto prägnanter hervortritt, je geringer die Helligkeit ist und am vollkommensten in voller Dunkelheit zustande kommt.

---

[1]) S. oben S. 217.

Mit dem Beginn des Etiolement, also bei Unterbeleuchtung, vermindert sich die Resistenz der Organe gegen äußere Einflüsse. Die betreffenden Organe werden relativ ombrophob und gehen durch Regen oder Nässe viel leichter als gut beleuchtete Gewächse zugrunde oder unterliegen rascher der Fäulnis.

Diese Eigenschaften der etiolierten Pflanzenteile sind nicht nur die Ursache, daß etiolierte Gewächse in der Natur fast gar nicht oder nur vorübergehend angetroffen werden, da sie durch Regen oder überhaupt Nässe zugrunde gehen und im Konkurrenzkampfe mit anderen den gegebenen Bedingungen besser angepaßten Pflanzen unterliegen. Das durch Unterbeleuchtung hervorgerufene, selbst schon das beginnende Etiolement, schränkt die Sproßbildung ein und ist deshalb bei der Regelung der Grenzen des Lichtgenusses beteiligt.

Bei lichtbedürftigen Annuellen wird der Lichtgenuß häufig auch durch eine schädigende Wurzelsymbiose geregelt, indem bei Unterbeleuchtung die Ansiedelung von die Wurzeln der betreffenden Pflanzen schädigenden Pilzen platzgreift.

Mehrere der vorgeführten Tatsachen und Auseinandersetzungen werden vielleicht auch einigermaßen Anhaltspunkte geben, um zu verstehen, wie das äußere Licht im Innern der Pflanze bezüglich seiner Intensität geregelt wird, um am Orte seiner Wirksamkeit gerade jene Stärke zu gewinnen, welche für die Durchführung der daselbst notwendig stattfindenden Prozesse erforderlich ist. So können selbst bei hohem Lichtgenuß einer Pflanze im Innern derselben Lebensakte ablaufen, welche auf sehr geringe Lichtintensitäten angewiesen sind.

Wie es kommt, daß der Lichtgenuß selbst ein und derselben Pflanzenart sich je nach der geographischen Breite oder der Seehöhe der Standorte, endlich je nach den verschiedenen wärmeren Abschnitten der Vegetationsperiode ändert, ist in früheren Kapiteln, so weit ich in diese Verhältnisse Einsicht gewann, bereits auseinandergesetzt worden.

Elfter Abschnitt.

Die Lichtmessung im Dienste der Pflanzenkultur.

In diesem Abschnitte soll gezeigt werden, inwieweit die Methoden der Lichtmessung zum Zwecke einer rationellen Pflanzenkultur bereits in die Praxis eingedrungen sind, oder doch wenigstens der Versuch unternommen wurde, praktische Fragen des Gartenbaues, der Land- und Forstwirtschaft durch Anwendung von Lichtmessungen einer rationellen Lösung entgegenzuführen.

Es sind dies Untersuchungen, welche zum größten Teile von Männern herrühren, welche in den praktischen Beruf eingetreten sind, nachdem sie die vollkommenste wissenschaftliche Vorbildung sich erworben hatten und bereits auch auf anderen wissenschaftlich-praktischen Gebieten sich erfolgreich betätigt hatten. Einige einschlägige Studien rühren von mir her.

Es sind durchwegs Anfänge, welche aber, vielleicht mehr als rein theoretische Arbeiten, Land-, Forstwirte und Gärtner anregen dürften, die Methoden der Lichtmessung der Pflanzenkultur dienstbar zu machen.

Es sind durchweg ganz neue Arbeiten, welche hier — zumeist in kurzem Auszuge — mitgeteilt werden, die, wie man leicht erkennen wird, in der Regel durch die vorangegangenen theoretischen Untersuchungen über diesen Gegenstand angeregt wurden. Nur der erste Artikel dieses Abschnittes macht eine Ausnahme. Es ist die Wiedergabe einer kleinen Schrift, welche Th. Hartig vor nunmehr genau dreissig Jahren veröffentlichte, und welche den Zweck hatte, die Forstmänner auf die Wichtigkeit von Lichtmessungen aufmerksam zu machen und eine zur Lösung einschlägiger forstlicher Fragen bestimmte Methode vorzuführen. Diese Schrift Hartigs hat gar keinerlei Wirkung hervorgebracht, weder bei den Botanikern noch bei den Forstmännern, ja sie geriet vollständig in Vergessenheit[1]). Sie verdient

[1]) Obgleich ich bemüht war, alles zu sammeln, was vor mir in bezug auf Photometrie im Bereiche der organischen Naturwissenschaften und in den praktischen Nebengebieten, geleistet wurde, ist mir die genannte Arbeit gänzlich entgangen. Erst

aber der Vergessenheit aus zweierlei Gründen entrissen zu werden: erstlich, weil sie den weiten Vorausblick Th. Hartigs nach praktischer und theoretischer Seite neuerdings beweist, eines Mannes, der als Entdecker auf botanischem Gebiete unvergänglichen Ruhm erwarb und der auch der erste war, welcher die Forstmänner auf die Bedeutung der Lichtmessung für den Forstbetrieb aufmerksam machte; sodann, weil in Hartigs Aufsatz manche Anregung nach forstlicher Richtung enthalten ist, welche vielleicht zu weiteren Untersuchungen Veranlassung geben kann.

1. Th. Hartigs Anregung zu Lichtmessungen im Forstbetriebe[1]).

»Bei der Stellung unserer Besamungsschläge, bei Durchforstungen, im Mittelwaldbetriebe ist die Kenntnis der Lichtwirkung von großer Bedeutung. Wir wissen zwar aus vieljähriger Erfahrung, wie wir unsere Besamungsschläge stellen, wie oft und wie stark wir durchforsten müssen, wie viel Oberholz im Mittelwalde wir überhalten dürfen; allein für alle diese Erfahrungen fehlt uns die wissenschaftliche Grundlage, die Bekanntschaft mit den Beziehungen zwischen Ursache und Wirkung; sie haften an der Scholle, lassen uns im Stich bei noch ungeprüften Standortsverhältnissen und lassen es zweifelhaft, ob neben dem erfahrungsmäßig Guten nicht ein noch Besseres und Bestes erreichbar ist durch bisher ungeprüfte Behandlungsweise. Eine Zurückführung der Erscheinungen auf deren Ursachen ist es allein, die uns die wünschenswerte Sicherheit verleiht, auch unter bisher ungeprüften Einflüssen das erfolgreichste Tun oder Lassen in Anwendung zu setzen.

Das wichtigste Agens im Pflanzenleben ist das Licht; mächtiger noch ist es, selbst als die Wärme, besonders in bezug auf Zufuhr der Nahrungsstoffe und deren im Innern des Pflanzenkörpers eintretende Veränderungen, mithin des Wachstums und des Gedeihens unserer Zöglinge. Wir messen die Schwere des Körpers vermittelst der Wage, die Wärme vermittelst des Thermometers, die Dichtigkeit der Luft durch das Barometer, den Wassergehalt derselben durch das Psychrometer usw. Für die Bestimmung des Helligkeitsgrades der Luft haben wir noch kein sicheres Meßinstrument. Weder das Dowesche Mikroskop, noch der Bunsensche Fettfleck oder das Pendelphotometer sind für Helligkeitsmessungen im Walde benutzbar,

---

ein Referat, welches Herr Prof. Freih. v. Tubeuf in der »forstlich-naturwissenschaftlichen Zeitschrift« (1897) S. 180ff. über meine Lichtgenußstudien erstattete, machte mich mit der genannten Schrift Th. Hartigs bekannt.

[1]) Wörtlicher Abdruck des unter dem Titel »Photometrisches« von Th. Hartig in der »Allgemeinen Forst- und Jagdzeitung« (1877) veröffentlichten Artikels.

da sie während der ganzen Dauer der Lichtwirkung die Gegenwart des Beobachters an ein und derselben Stelle fordern, daher die Gleichzeitigkeit einer Mehrzahl von Beobachtungen durch denselben Beobachter nicht gestatten, teils nicht an jedem Punkte innerhalb der Bestandeshöhe ausführbar sind ohne kostspielige Vorrichtungen.

Schon vor mehr als 20 Jahren konstruierte ich mir einen Helligkeitsmesser aus 2—3 cm breiten Streifen des feinsten Wachspapieres, wie es zum Kopieren von Karten oder anderen Zeichnungen verwendet wird. Neun solcher Streifen, von denen der längste etwas über 18 cm lang, jeder folgende um 2 cm kürzer ist, werden parallelläufig so übereinander gelegt, daß sie an einem ihrer Enden eine neunfache Papierlage bilden, wo sie mit einem Klebemittel, z. B. mit einer Lösung von arabischem Gummi, untereinander verbunden werden. Bedeckt man im dunklen Zimmer bei Lampenlicht einen 20 cm langen Streifen für die Aufnahme photographischer Bilder fertiges, photographisches Papier mit dem komponierten Streifen Wachspapier derart, daß die äußersten 2 cm des photographischen Streifens unbedeckt bleiben, die folgenden 2 cm von einer, die dieser folgenden zwei Zentimeter von zwei Lagen Wachspapier bedeckt sind, setzt man diese Zusammenstellung von photographischem und Wachspapier der Lichtwirkung aus, dann ist diese da eine ungeschwächte, wo das photographische Papier nicht bedeckt ist. Sie stuft sich in dem Maße ab, als die Zahl der ihn deckenden Papierlagen eine größere ist.

Zur Verwendung dieser Vorrichtung im Walde bediente ich mich 26 cm langer, 10 cm breiter Stücke steifer Pappe, die parallel ihren Längenseiten in der Mitte zur Hälfte durchschnitten wurden, um sie wie die Deckel eines Buches zusammenlegen zu können. Einer dieser Deckel erhielt dann in seiner Längsrichtung einen mittleren Ausschnitt von 20 cm Länge und 1 cm Breite, um durch ihn dem Licht Zutritt zu gestatten zu den zwischen die beiden Pappdeckel unter den Ausschnitt gelegten Papierstreifen, nachdem diesen eine feste Lage gegeben war durch Klammern, die kräftig genug sind, um die beiden Pappdeckel fest aneinander zu pressen.

Die Arbeit mit diesem Apparate, den ich auch heute noch zu meinen Lichtmessungen benutze, führten mich damals zu keinen benutzbaren Ergebnissen, da es mir nicht gelang, eine feste Farbenskala herzustellen zum Vergleiche und zur Bezifferung verschiedener Grade der Lichtwirkung. Es ist dies die Ursache, weshalb ich den Gegenstand solange Zeit ruhen ließ, bis im vorigen Sommer eine Reihenfolge von Verdunstungsversuchen an lebenden Pflanzen mich belehrten, daß das Licht auf die Energie der Verdunstung, mithin

auf die Zufuhr von Rohstoffen der Ernährung einen viel wichtigeren Einfluß ausübe als selbst die Wärme. Ich habe hierüber bereits in der vorhergehenden Abhandlung: über die Verdunstungsmenge junger Holzpflanzen, im Februarhefte dieser Zeitung gesprochen.

Hierdurch auf meine früheren Lichtmessungsversuche zurückgeführt, ist es mir nunmehr gelungen, eine Farbenskala herzustellen, die eine Bezifferung jeden Grades von Helligkeit möglich macht.

In sehr einfacher und naheliegender Weise geschieht die Herstellung einer brauchbaren Farbenskala durch den Apparat selbst dadurch, daß man denselben bei unbedecktem Himmel, aber der unmittelbaren Sonnenwirkung entzogen, solange der Lichtwirkung aussetzt, bis auch die mit 9facher Papierlage überdeckte Fläche des photographischen Papieres die ersten Spuren eingetretener Lichtwirkung erkennen läßt. Es vergeht darüber in der Regel $^1/_2$ bis $^3/_4$ Stunde, doch wird man meist mehrere Versuche machen müssen, ehe man den gewünschten Grad der Lichtwirkung in einer Farbenabstufung erhält, die zwischen dem tiefsten und schwächsten Violettbraun sehr gleichmäßige Stufen bildet.

Hat man eine gut abgestufte Farbenskala erhalten, so muß sie sofort in einer Lösung von unterschwefligsaurem Natron (in 4—5 Teilen Wasser) fixiert werden, wodurch sie für Lichtwirkung unempfänglich wird und allen späteren Lichtmessungen zum Vergleichsmaßstab dient, dessen Bezifferung von 1—10 mit dem hellsten Farbenfelde beginnt und mit dem dunkelsten Farbenfelde (10) endet.

Die Verwendung dieser Farbenskala auf jede spätere, mit derselben Vorrichtung vollzogene Helligkeitsmessung besteht nun darin, daß die durch letztere erhaltene Farbenabstufung verglichen wird mit der Farbenabstufung der dicht daneben liegenden Vergleichsskala, und liegt die größere Sicherheit der Messung darin, daß man es nicht mit dem Vergleiche nur zweier Farbentöne zu tun hat, sondern mit dem einer doppelten Reihenfolge derselben, einerseits auf der Farbenskala, andererseits auf dem Streifen photographischen Papieres der zu beziffernden Helligkeitsmessung. Hatte letztere im Schatten eines Laubdaches eine Reihenfolge von Farbabstufungen ergeben, die den Nummern 1—5 der Vergleichs-Farbenskala entsprechen, so würde die Lichtwirkung mit $1 + 2 + 3 + 4 + 5$, in Summa mit 15 zu bezeichnen sein. Hätte dieselbe unter minder dichtem Laubschirme in demselben Zeitraume eine Lichtwirkung ergeben, die den Nummern 1—8 der Farbenskala entspricht, so würde solche mit $1 + 2 + \ldots . 8$, in Summa mit 36 zu beziffern sein, die Tageshelle unter einem geschlossenen zu der unter einem lichten Laubschirme würde sich wie 15 zu 36 verhalten. Selbstverständlich müssen

solchen Lichtmessungen stets gleiche Zeiträume der Lichtwirkung zugrunde liegen; sie werden in verschiedenen Tages- und Jahreszeiten, Klimaten, Meereshöhen, Expositionen, sowie an hellen und trüben Tagen auf frisch bereitetem und auf älterem photographischen Papiere[1]) verschiedenes ergeben und wäre es verfrüht, wenn ich von den von mir im Laufe eines Jahres erzielten Resultaten schon jetzt Mitteilung machen wollte, obgleich manches Wissenswerte darunter enthalten ist, so die Tatsache, daß wie die Verdunstung der lebenden Pflanze, so auch die Lichtwirkung mit der größten Wärmewirkung des Sonnenlichtes nicht zusammen und in die späten Vormittagsstunden fällt, so die Unterschiede der Lichtwirkung am Boden eines geschlossenen Bestandes, in der Region absterbender Beastung und in den verschiedenen Höhen der belaubten Krone, so die Unterschiede in der Wirkung von Seitenschatten und in den verschiedenen Graden unmittelbarer Überschirmung. Es werden Jahre fleißiger Arbeit dazu gehören, um einen Einblick in die hier mitwirkenden Verhältnisse zu gewinnen, und der Zweck vorstehender Mitteilungen ist kein anderer, als die Werbung um Mitarbeiter auf dem noch so wenig bearbeiteten und für die wissenschaftliche Begründung vieler forstlichen Wirtschaftsmaßregeln so wichtigen Gebiete.«

2. Cieslars photometrische, im forstwirtschaftlichen Interesse ausgeführte Untersuchungen.

Die Lichtverhältnisse der Waldbäume kennen zu lernen, hat der Forstmann jederzeit als eine wichtige Aufgabe angesehen. Man ließ sich bisher aber stets nur durch die unmittelbare Beobachtung leiten, sodaß die Reihe »lichtbedürftiger« und »schattenertragender« Baumarten, welche von den Praktikern aufgestellt wurde, manche Schwächen enthält. Durch die oben auseinandergesetzten Lichtgenußbestimmungen ist man in den Stand gesetzt, mit großer Genauigkeit jene Lichtstärken zu ermitteln, innerhalb welcher eine Baumart gedeiht und wie dieselben sich in verschiedenen Entwicklungsstadien und verschiedenen Kulturzuständen gestalten.

---

[1]) Auf einem mehrere Monate alten, unter gänzlichem Lichtabschlusse in einem Pennal aus Pappe aufbewahrten photographischen Papiere habe ich dieselbe Lichtwirkung erzielt wie auf frisch bereitetem Papiere, aber in viel längerem Zeitraume. Man wird daher auch älteres, unter absolutem Lichtabschlusse aufbewahrtes photographisches Papier benutzen können, wenn man nur die Vorsicht nicht außer Acht läßt, für jede Versuchsreihe, deren Resultate untereinander in Vergleich treten sollten, gleich altes Papier zu verwenden. Minder rasche Lichtwirkung kann sogar bei Versuchen im Walde und bei gleichzeitiger Durchführung einer Mehrzahl von Versuchen recht erwünscht sein.

Für den Praktiker ist es aber auch von Wichtigkeit, die im Forste herrschende mittlere Lichtstärke zu kennen, welche unter dem Einflusse des Gesamtlichtes durch den Standraum der Bäume und durch die Größe und Dichtigkeit der Baumkronen gegeben ist. Diese mittlere Lichtstärke hat man aus dem Verhältnis der Horizontalprojektion der Bäume zum unbeschattet bleibenden Teile dieser Projektion zu bestimmen gesucht, indem man die Baumprojektion entweder durch Zeichnung (Böhmerle) oder photographisch (Friedrich) ermittelte. Nachdem Prof. Cieslar mit meiner Methode der Lichtmessung bekannt geworden war, erschien ihm dieselbe sofort genauer und expeditiver als die schwerfälligen Verfahrungsarten seiner Vorgänger und er hat in einer umfassenden Untersuchung[1]) die Beleuchtungsverhältnisse des Kulturwaldes und die Beziehung derselben zur Massenproduktion des Holzes auseinandergesetzt, wobei er sich meiner Methode bediente, dieselbe für rein praktische Zwecke umgestaltend[1]).

Einige der von Cieslar gefundenen Hauptresultate werden im nachfolgenden in Kürze wiedergegeben, im übrigen sei auf seine Abhandlung verwiesen.

Lichtverhältnisse im durchforsteten Buchenwalde.

	Chem. Lichtintensität im Freiland	im stark durchforsteten	im mäßig durchforsteten	im schwach durchforsteten Walde.
20. Sept.	1	0.10	0.09	0.06
4. Okt.	1	0.09	0.08	0.06
21. April	1	0.44	0.36	0.28 (Baumkronen nicht belaubt.)
4. Juli	1	0.122	0.114	0.135

Lichtverhältnisse im durchforsteten Schwarzföhrenwalde.

	Chem. Lichtintensität im Freiland	im stark durchforsteten	im mäßig durchforsteten	im schwach durchforsteten Walde.
3. Mai	1	0.31	0.23	0.17

Lichtverhältnisse in einer Tannenlichtung.

	Chem. Lichtintensität	gelichtet	stark durchforstet	unberührt
22. Juli	1	0.24	0.11	0.07

Aus diesen und zahlreichen andern Beobachtungen folgert Cieslar, daß der Wald — selbst der gelichtete — eine große Menge von

[1]) Cieslar, Die Rolle des Lichtes im Walde. Wien (1904).

chemisch wirksamen Lichtstrahlen[1]) in seiner Krone zurückhält, welche bei den verschiedenen Holzarten verschieden groß ist, je nach der Dichte der Belaubung (Schattenhölzer, Lichthölzer im Sinne der Waldbaupraxis). Die Kronen eines gelichteten Tannenbestandes halten ungefähr 80—90 und die Kronen eines gelichteten Schwarzföhrenbestandes ca. 60 Proz., das Kronendach von nur durchforsteten Beständen der Buche ungefähr 93 Proz. zurück.

In bezug auf den Waldbau sind folgende Resultate aus den photometrischen Beobachtungen und Berechnungen Cieslars besonders beachtenswert:

Für die Holzarten gibt es in bestandesmäßiger Stellung eine obere Grenze der Standraumgröße, über welche hinaus die Massenproduktion des Einzelbaumes nicht mehr proportional mit der Zunahme der Kronen wächst, sondern hinter dieser zurückbleibt. Es wird nämlich unter diesen Verhältnissen bei den fast freistehenden Bäumen stark gelichteter Bestände durch das Licht ein Überfluß von Blattorganen erzeugt, von welchen die Schattenblätter nur träge assimilieren.

Aus den Ergebnissen der photometrischen Untersuchungen in den Durchforstungs- und den Lichtungsversuchsflächen darf man schließen, daß die Beibehaltung geringerer Stammklassen als Füllbestand, welcher die Schaftreinigung der herrschenden Stämme in den tieferen, an und für sich träger assimilierenden Kronenpartien besorgt, vom Standpunkt des Lichtgenusses der herrschenden Bäume und voraussichtlich auch vom Gesichtspunkte der Zuwachsleistungen derselben kaum bedenklich erscheint. Die Resultate der photometrischen Studien darf man hinsichtlich der Rotbuche als Stütze für die Hochdurchforstung und als Ablehnung der Durchforstung im Beherrschten ansehen.

Nach den mit der Schwarzföhre angestellten Versuchen verhalten sich die durchschnittlichen Festgehalte der Stämme angenähert so wie die Beschattungskoeffizienten. Unter Beschattungskoeffizienten versteht Cieslar das Verhältnis der durch das Kronendach zurückgehaltenen Lichtmenge i zur Stammzahl und bringt dasselbe in die bequemere Form $\left(\frac{i}{z}100\right)$, um der sinnfälligen Vergleichbarkeit halber den Wert in ganzen Zahlen ausdrücken zu können.

Um den zuletzt ausgesprochenen Cieslarschen Satz durch ein Beispiel zu verdeutlichen, seien folgende Zahlen angeführt.

---

[1]) Annäherungsweise gelten die für chemische Intensität erhaltenen Werte auch für die Stärke des Lichtes überhaupt, beziffern nämlich die Stärke des Gesamtlichtes im Vergleiche zu dem durch die Baumkronen hindurchgegangenen Lichte. W.

Schwarzföhrendurchforstung (Bestandesalter 57 Jahre).

	schwach durchforstet	mäßig durchforstet	stark durchforstet
Stammzahl pro ha z . . .	8296	6071	3474
Holzmasse pro Stamm m^3 .	0.028	0.038	0.058
Chem. Lichtintensität, am 3. Mai gemessen, jene im Freiland = 1 gesetzt, J. .	0.17	0.23	0.31
Durch das Kronendach zurückgehaltene Lichtmenge in Proz. des Freilandlichtes i .	83	77	69
Beschattungskoeffizient . .	1.0	1.3	2.9

Cieslar hat auch sehr interessante Beobachtungen über die krautige Schattenflora des Waldes angestellt und in der genannten Schrift bekannt gegeben. Er zeigte, daß die perennierenden Pflanzen dominieren. Die annuellen und biennen treten bis zum Verschwinden zurück. So sinkt die Zahl der ein- und zweijährigen im Föhrenwalde bis auf 4 Proz. Dies spricht für den hohen Lichtgenuß dieser Pflanzen (s. oben S. 256). Sie vertragen keine weitgehende Lichtabschwächung und nur auf dem Wege der Anpassung vermögen einzelne sich zu Schattenpflanzen umzuwandeln. *Cerastium vulgatum*, *glandulosum*, welche ich im Fichtenwalde noch bei $\frac{1}{5}\frac{1}{4}$ fand, ist wohl ein Beispiel von solcher Anpassung an niedere Lichtminima.

3. Über Baumkultur in Gärten, Anlagen, Straßenzügen usw. mit Rücksicht auf die Beleuchtungsverhältnisse[1]).

Sind Bäume in Gärten oder Anlagen zu pflanzen, Alleen anzulegen, oder Straßenzüge mit Bäumen zu besetzen, so wird der Cultivateur nebst der Qualität des Bodens wohl immer auf die Lichtverhältnisse der Örtlichkeit Rücksicht nehmen. Aber es geschieht letzteres nicht auf rationeller Grundlage; man läßt sich durch ein erworbenes Taktgefühl leiten, ganz instinctiv trifft man seine Entscheidungen. Vor gröbsten Fehlern wird man auf solche Weise sich wohl bewahren; aber Kunstfehler werden dabei in Hülle und Fülle begangen.

An einem von hohen Mauern oder Gebäuden umgebenen Raume oder an einer stark beschatteten Gartenecke wird kein irgendwie erfahrener Gärtner eine Lärche pflanzen. Wohl aber wird er manchen lichtbedürftigen Baum an unrichtiger Stelle pflanzen und erst nach

[1]) Einige der in diesem Paragraphen vorgebrachten Tatsachen und Anschauungen habe ich, z. T. in größerer Ausführlichkeit in der Schrift: »Der Lichtwuchs der Holzgewächse« (1897) veröffentlicht.

Jahren an dem Zustand dieses Baumes erkennen, daß der Platz schlecht gewählt war. Wer die vorigen Abschnitte gelesen hat, wird wissen, daß wir Mittel besitzen, die Lichtfrage bei aller Pflanzenkultur so sicher zu lösen, daß gar keine Zweifel mehr übrig bleiben, kurz, daß wir nunmehr ganz rationell vorgehen können.

Um bei dem früheren Beispiel der Lärche (*Larix decidua*) zu bleiben, so wäre zu beobachten, daß der relative Lichtgenuß dieses Baumes $1—\frac{1}{5}$ beträgt. Mit Rücksicht auf früher vorgeführte Erfahrungen kann man das Minimum auch $= \frac{1}{6}$ annehmen. Man hat die Lichtverhältnisse des Platzes, auf welchem man eine Lärche zu pflanzen beabsichtigt, zu bestimmen, und dann kann man urteilen, ob es überhaupt möglich ist, diesen Baum auf einem solchen Platze zur normalen Entwicklung zu bringen, oder ob er hier gedeihen wird. Wenn das Oberlicht der betreffenden Örtlichkeit beispielweise dem achten Teil des Gesamtlichtes entsprechen wird, so sehe ich sofort, daß daselbst eine Lärche nicht fortzubringen ist. Wäre der Platz der Hälfte des Gesammtlichtes zugänglich, so wird man sofort wissen, daß daselbst eine Lärche fortkommen wird, obgleich ihr ein gutes Gedeihen oder gar eine üppige Entwicklung nicht zu prognostizieren sein würde. Wäre aber der Lichtanteil der untersuchten Örtlichkeit z. B. $\frac{1}{1.4}$ vom Gesamtlichte, so wird man von vornherein schon annehmen können, daß bei guten Bodenverhältnissen der Baum gedeihen werde, denn der photometrisch erhaltene Wert ist vom Minimum so weit entfernt und nähert sich dem Maximum so beträchtlich, daß die Bedingungen zur guten Entwicklung gewiß gegeben sind.

Die lichtbedürftigsten und die am meisten schattenertragenden Holzgewächse kennt der Gärtner, aber über den Lichtbedarf aller sich nicht extrem verhaltender Holzgewächse hat der Praktiker nie ein sicheres Urteil. Nur dies ist der Grund, warum so viele Kunstfehler, schon in der Auswahl der Gehölze in Gärten und Anlagen begangen werden, namentlich in solchen, welchen nicht viel Licht zu Gebote steht[1].

[1]) Ich will hier einen solchen Kunstfehler schildern, den ich zur Belehrung konserviert habe, um ihn fortwährend vor Augen führen zu können. Vor Jahren wurde der große Arkadenhof der Wiener Universität bepflanzt. Die Auswahl der Gehölze erfolgte durch gewiegte Fachleute. Es zeigte sich nach einigen Jahren, daß im nördlichen Teil die Anlage ziemlich gelungen war, nicht aber im südlichen. Die daselbst angepflanzten gesunden Exemplare von Thuja boten ein klägliches Bild dar, indem ihre Schattenhälfte gar nicht zur Ausbildung gelangte, die Lichthälfte aber wegen Mangel an genügendem Licht sich nur sehr unvollständig entwickelte. Seit dem Jahre 1898 wird die Anlage im Arkadenhofe vom Gärtner des pflanzenphysiologischen Institutes unter meiner Oberleitung besorgt. Gleich bei Übernahme dieser nunmehr üppig gedeihenden Anlage nahm ich eine genaue Lichtvermessung des Arkadenhofes vor und ordnete an, daß die verkümmerten Holzgewächse durch andere ersetzt wurden, welche, ihrem Lichtgenuß entsprechend, mit sicherer Aussicht auf gute Entwicklung

So wird man also durch Lichtvermessung der zu bepflanzenden Örtlichkeiten und durch Beachtung des Lichtgenusses der zu kultivierenden Holzgewächse die richtige Auswahl der anzupflanzenden Holzgewächse unschwer zu treffen im stande sein.

Allein es kommt nicht bloß darauf an, welche Baumart gewählt wird, es muß auch Sorge getragen werden, daß der Baum keine unerwünschte Deformation seiner Krone erfahre. In Parkanlagen wird ein schiefer Baumwuchs, eine asymmetrische Ausbildung der Krone nicht stören, vielleicht geradezu erwünscht sein, weil hierdurch oft eine malerische Wirkung hervorgebracht wird; aber schon in kleinen Gartenanlagen wird man auf schöne, regelmäßige Form der Baumkronen mit Recht etwas halten, zumal in allen sog. architektonischen Gärten. Aber in Alleen, im Baumschmuck von Straßenzügen und von Gebäuden umschlossenen Plätzen wird die Regelmäßigkeit der Laubkronen zu einem Erfordernis und gerade auf solchen Lokalitäten setzen die Lichtverhältnisse der korrekten Ausführung des Vorhabens große Schwierigkeiten entgegen und deshalb ist es notwendig, gerade hier mit Überlegung und rationell vorzugehen.

Ein paar Regeln wurden allerdings aufgestellt, wie weit eine Baumreihe von den Häusern gezogen werden dürfe; es wird aber hierbei auf die Baumarten zu wenig Rücksicht genommen und auch wieder die Höhe der Gebäude nicht berücksichtigt, welche auf die einfallende Lichtmenge von großem Einfluß ist. Es wird nach dem Vorangegangenen wohl einleuchten, daß auch hier die Lichtvermessung vorteilhaft eingreifen kann.

Einige Andeutungen, wie der praktische Kultivateur vorzugehen habe, will ich hier vorbringen. Mehr kann ich nicht bieten, da ich so ausgedehnte Studien, als es die Sache erfordert, nicht durchzuführen in der Lage war. Meine Aufgabe kann es ja nur sein, nach der praktischen Richtung Anregung zu geben; die Anwendung des von mir ausgearbeiteten Verfahrens wird Aufgabe der Männer der Praxis sein.

Um Bäume mit möglichst regelmäßiger Krone zu erziehen ist es notwendig, auf Vorder- und Hinterlicht zu achten. Ist die dem Baume zufließende Lichtstärke allseits die gleiche, so wird die Baumkrone sich regelmäßig ausbilden und der Hauptstamm wird gerade aufwärts sich entwickeln. Hat man aber einen Baum vor sich, welcher von rückwärts eine geringere Menge Licht als von vorn empfängt, so wird die Krone häufig symmetrisch und der Stamm schief. Wie wir

gepflanzt wurden. Einige der Thujen, welche aus Mangel an genügendem Licht verkümmerten, ließ ich stehen, da sie an den Orten, wo sie sich befinden, das schöne Gesamtbild der Arkadenanlage nicht stören, aber ein sprechendes Beispiel eines gärtnerischen Kunstfehlers sind, der durch Lichtvermessung hätte vermieden werden können.

gleich sehen werden, reagieren die Baumarten auf diese Unterschiede der Vorderlichtbeleuchtung sehr verschieden und für jede gibt es ein Verhältnis von Vorder- und Hinterlicht, bei welchem der Baum aufrecht bleibt und die Krone sich noch regelmäßig ausbildet. Für den Kultivateur sollte es nun von höchstem Interesse sein, diese Verhältnisse zu kennen. Es gibt aber keine sichere und rascher zum Ziele führende Methode, dies kennen zu lernen, als die photometrische.

Ich will dies durch ein möglichst einfaches Beispiel beweisen.

Wie schon oben angeführt wurde, kommt der durch das Licht hervorgerufene Schiefwuchs der Hauptstämme nur selten durch Heliotropismus, gewöhnlich durch Phototrophie der Krone zustande. Ich wähle den ersteren Fall, er ist bei den Föhrenarten gut ausgeprägt, indem der Haupttrieb selbst im gewöhnlichen Tageslichte bei ungleichseitiger Beleuchtung von Vorder- und Hinterseite mehr oder weniger stark heliotropisch wird.

Am genauesten verfolgte ich die heliotropische Vorbeugung an Föhren (*Pinus Laricio*), und zwar an jenen Exemplaren, welche an der gegen das Maria Theresien-Monument (Wien) gelegenen Front (Südostseite) und an der Rückseite des k. k. naturhistorischen Hofmuseums (Südwestseite) angepflanzt sind. Im Jahre 1895, als ich meine diesbezüglichen Beobachtungen anstellte, hatten die Bäumchen eine Höhe von 2—2.8 m. An der Basis hatte der Stamm einen Durchmesser von 6—8 cm. Die Bäumchen stehen 6—7 m vom Gebäude entfernt und waren bis zur halben Höhe an Pfählen vertikal aufgebunden. An ersterer Stelle sind sie stärkeren Beleuchtungsunterschieden als an der letzteren ausgesetzt, und tatsächlich neigen sich die Enden jedes einzelnen Hauptstammes stärker (25—45° gegen die Vertikale) vor als diese (10 bis schätzungsweise 3 oder 4°). Das Oberlicht kommt rücksichtlich der heliotropischen Vorneigung so gut wie gar nicht in Betracht, wohl aber das Verhältnis vom Vorder- zum Hinterlichte.

Meine zu verschiedenen Tagesstunden und Jahreszeiten (März bis Juni) auch an anderen Föhren vorgenommenen Messungen ergaben folgende Zahlen:

Verhältnis des Vorderlichtes zum Hinterlichte.

	Heliotropische Neigung des freien Wipfels gegen das Licht (vertikale Richtung = 0 Grad)
9 : 1	30—45°
8 : 1	25—30°
4.5 : 1	8—10°
3.2 : 1	8— 4° (Schätzung)
2 : 1	0° (aufrecht).

Man wird aus diesen Zahlen entnehmen können, bei welchen Beleuchtungsverhältnissen die Föhre (*Pinus Laricio*) gerade wächst, und bei welchen sie einen schiefen (heliotropischen) Wuchs annimmt.

Wenn das Vorderlicht doppelt so stark als das Hinterlicht ist, so wird man bei diesem Baume nicht Gefahr laufen, schiefe Wipfel zu bekommen. Die Kräftigkeit des Wuchses wird aber auch selbstverständlich von der Stärke des Gesamtlichtes abhängen, welches bei *Pinus Laricio* nicht unter $\frac{1}{11}$ des Gesamtlichtes sinken darf.

Noch heute — 11 Jahre nach meinen damaligen Versuchen — erhält man dasselbe Bild, indem die Sproßgipfel in verschiedenem Grade heliotropisch vorgeneigt sind, und an allen solchen Bäumen neigen sich die Hauptstämme nach dem stärkeren Lichte. Dieses schiefe Wachstum hat sich erhalten. Nunmehr sind die meisten dieser Bäume nicht mehr an Pfähle gebunden[1]). Hätte man einen vertikalen Wuchs erzielen wollen, so hätte man gerade die noch wachsenden Triebe durch Pfähle in vertikaler Lage fixieren müssen, denn nur diese sind heliotropisch.

Das hier für *Pinus Laricio* vorgeführte Lichtverhältnis von Vorder- und Hinterlicht (2 : 1) ist nicht bei allen Bäumen dasselbe; im Gegenteil im höchsten Grade verschieden. Bei *Populus pyramidalis* kann das Verhältnis auf 20 : 1 steigen, ohne daß der Baum seine vertikale Lage einbüßt. Er reagiert auf den großen Unterschied von Vorder- und Hinterlicht in ganz anderer Weise: es bildet sich die rückwärtige Kronenseite gar nicht aus. Und so könnten noch andere charakteristische Beispiele über die Zahlenwerte dieses Verhältnisses angeführt werden.

Ich begnüge mich hier damit, die Baumarten zu gruppieren je nach dem Grade ihrer Fähigkeit, bei ungleich starkem Vorderlicht ihren Hauptstamm gegen das stärkere Licht vorzuneigen. In dieser Beziehung lassen sich die Bäume in folgende Kategorien bringen:

1. Bäume, welche unter gewöhnlichen in der Kultur vorkommenden Verhältnissen bei ungleichseitiger Beleuchtung keinen schiefen Lichtwuchs besitzen (Fichte[2]), Tanne, Pyramidenpappel).

---

[1]) Die Abbildung eines solchen heute noch an den Pfahl gebundenen Baumes befindet sich auf S. 103.

[2]) Die Fichte erhält sich im Freien selbst bei großen Beleuchtungsunterschieden an Vorder- und Hinterseite der Krone aufrecht. Die Äste der Hinterseite sind allerdings reduziert, aber von einem Vorneigen des Hauptstammes zum stärkeren Lichte merkt man gewöhnlich nichts. In manchen Fällen kann man aber doch durch das Senkel ein schwaches Neigen zum Lichte konstatieren. Doch läßt sich die Fichte wenigstens schwach heliotropisch erziehen. Ich kultiviere eine Fichte als Topfpflanze

2. Bäume, welche in der Kultur bei ungleichseitiger Beleuchtung eine geringe Neigung des Hauptstammes gegen das stärkere Licht zu erkennen geben (*Pinus Laricio*, Roßkastanie, Gleditschie, *Ailanthus glandulosa*, *Gymnocladus canadensis*, Ulmen und die gewöhnlichen Ahorne *Acer campestre*, *A. platanoides* und *A. Pseudoplatanus* Esche).

3. Bäume, welche selbst auf freiem Standorte sich gegen das stärkere Licht neigen. Die gewöhnlichen Pappeln (*Populus alba* und *nigra*, *Acer Negundo*, Akazie, *Robinia Pseudoacacia*, Nußbaum, Platane).

Diese letzteren reagieren mehr oder weniger stark auf die ungleiche Stärke des Tageslichtes. Während die Bäume der zweiten Kategorie schief werden, weil ihnen von einer Seite ein Teil des Tageslichtes weggenommen wurde durch Mauern, durch andere Bäume usw. und die der ersten Kategorie unter den zuletzt angegebenen Verhältnissen aufrecht bleiben, haben die Baumarten der dritten Gruppe die Fähigkeit, selbst bei freier Exposition schief zu werden und dann nach Süden überzuhängen, indem das Laub dieser Bäume an der hellsten Seite des Himmels, d. i. an der Südseite, sich stärker entwickelt als an der am wenigsten hellen, an der Nordseite und so eine Phototrophie der Krone zustande kommt, welche ein zumeist nur schwaches Neigen des Stammes nach Süden zur Folge hat.

Auch diese drei eben angeführten Kategorien von Bäumen sind noch durch Übergänge verbunden. Die Buche (*Fagus silvatica*) steht beispielsweise gewöhnlich aufrecht, selbst bei ungleichseitig ausgebildeter Krone, sowie die oben schon angeführte Pyramidenpappel; aber am Waldrande ist sie zuweilen, wenn sie einen relativ hohen und schwachen Stamm ausbildet, schief, desgleichen an breiten Waldwegen, wo hochaufgeschossene mit kleinen Kronen versehene Buchen beiderseits gegen die Mitte des Weges hinneigen, was man im Laubwaldgebiete der Wiener Umgebung, z. B. am Kahlenberge, reichlich sehen kann. Thujen sind, selbst wenn infolge ungleichseitiger Beleuchtung nur die halbe Krone zur Ausbildung kam, gewöhnlich aufrecht wie die in dieser Hinsicht sprichwörtlich gewordene Tanne. Hochaufgeschossene Thujen neigen aber doch manchmal stark nach der Seite stärkster Beleuchtung usw.

---

im pflanzenphysiologischen Institut bei schwachem Lichte und einseitiger Beleuchtung, deren Hauptstamm deutlich heliotropisch gekrümmt ist.

Dikotyle Laubbäume bilden erst in späteren Entwicklungsstadien bei einseitiger Beleuchtung einen schiefen Hauptstamm aus. Künstlich kann man aber Bäumchen erziehen, welche schon von der ersten Entwicklung an heliotropisch vorgeneigt sind.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich nicht unerwähnt lassen, daß nicht jeder Schiefwuchs eines Baumes auf ungleiche Beleuchtung zurückzuführen sein wird, wenngleich ich die Überzeugung gewonnen habe, daß in der Regel der schiefe Wuchs eines Hauptstammes ein Lichtwuchs ist. Unter den anderweitigen Ursachen welche einen schiefen Wuchs des Hauptstammes eines Baumes bewirken können, steht wohl in erster Linie der Wind.

Es fragt sich nun, wie man zu entscheiden im stande ist, ob die Schiefstellung des Baumstammes durch einseitige stärkere Beleuchtung oder durch den Wind bewirkt wurde. Man wird in der Regel aus der Situation des Baumes die Ursache des Schiefwuchses ableiten können. Wenn beispielsweise Bäume mit schiefem Hauptstamme vor einem hohen Gebäude stehen, welches den freien Zutritt des Lichtes hemmt, aber selbstverständlich den Wind in der Richtung vom Gebäude zum Baume abhält, so wird man wohl erkennen, daß die Schiefstellung des Baumes nur auf das Licht zurückgeführt werden kann. Eine Bestätigung, wenn es einer solchen bedürfte, wird man in der stärkeren Entwicklung der Baumkrone an der vom Gebäude abgewendeten Seite des Baumes finden. In der Regel ist die Seite des Baumes, welche am wenigsten beleuchtet ist, auch diejenige, an welcher der größte Windschutz herrscht. Bei einseitiger Beleuchtung läßt sich deshalb in der Regel die Schiefstellung des Baumes nur auf das Licht zurückführen.

Es wurde schon oben auf die merkwürdige Tatsache die Aufmerksamkeit gelenkt, daß Bäume existieren, welche so stark auf Beleuchtungsunterschiede reagieren, daß sie selbst auf völlig freiem Terrain infolge des stärkeren Lichtes des südlichen Himmels phototrophisch nach der Südseite hin sich orientieren. Diese Orientierung ist also im Vergleiche zu den im allgemeinen doch sehr wechselnden Windrichtungen eine fixe. Vorherrschende Südwinde würden den Lichtwuchs, den wir hier im Auge haben, verringern oder gar aufheben, vorherrschende Nordwinde müßten aber das Überneigen nach Süden befördern. Bei auf stark geneigtem Boden stehenden Bäumen dürfte es wohl Regel sein, daß die Richtung eines schief gestellten Stammes durch Zusammenwirken von Beleuchtung und Wind zustande kommt. Bei uns hat der herrschende Wind eine westliche (Dezember bis Februar eine mehr südwestliche) Richtung. Es kann somit bei unseren Bäumen die Neigung des Hauptstammes durch die kombinierte Wirkung von Licht und Wind nach Südwesten gehen.

Es sei hier noch auf eine Doppelwirkung des Lichtes bei der Schiefstellung des Stammes hingewiesen. Es wurde schon früher auf die Erscheinung der Epitrophie hingewiesen. Diese Erscheinung zeigt

sich in der einseitig verstärkten Förderung von Geweben oder Organen an der natürlichen Oberseite. Man kann auch von epitropher Verzweigung sprechen, wenn an der Oberseite der Äste die Zweigbildung begünstigt wird. Die Epitrophie hat entweder innere Ursachen und erscheint uns dann erblich fixiert, oder sie beruht auf der Tätigkeit äußerer Kräfte oder Einflüsse, insbesondere des Lichtes. In diesem letzteren Falle kann man von Photoepitrophie sprechen. Eine photoepitrophe Verzweigung ist eine häufige Erscheinung (s. oben S. 149). Wenn ein Baum mit photoepitropher Verzweigung durch Heliotropismus oder durch einseitig geförderte Kronenentwicklung gegen das Licht überneigt, also das Licht in doppelter Weise bei der Schiefstellung beteiligt ist, so kann die Schiefstellung des Hauptstammes eine ganz exorbitante werden; es kann der Hauptstamm auf diese Weise selbst bis zu Boden gekrümmt werden. Ein gutes Beispiel für einen solchen extremen schiefen Lichtwuchs bietet die Tamariske unserer Gärten, welche daselbst als Strauch oder Baum gezogen wird. Im Wiener Rathauspark, knapp neben dem Universitätsgebäude steht ein Baum dieser Art, der sich im Jahre 1895 so stark gegen das Licht wendete, daß man den unteren sehr schiefen Teil des Hauptstammes durch einen Pflock stützte und den oberen Teil durch einen Strick an den kräftigen Stamm eines rückwärts stehenden Baumes band, um das Niedersinken zu verhindern. Der Stamm ist nunmehr stark in die Dicke gewachsen und man hat jetzt das Zutrauen, der Baum könne sich selbst vor dem Niederfallen bewahren. Nunmehr (1906) steht er ohne fremden Halt da, stark im Bogen gekrümmt und mit dem oberen Ende in fast horizontaler Richtung weiterwachsend. Durch Baumschnitt die Regelmäßigkeit seiner Krone zu erhalten gelingt nur bei freier Exposition; bei ungleichseitiger Beleuchtung im Vorderlicht ist dies wegen der photoepitrophen Verzweigung unmöglich und wird auch gar nicht beabsichtigt, da dieser Baum (oder Strauch) gerade durch seinen eigenartigen Wuchs, in Bosketts, mit anderen Holzgewächsen vereint, eine reizende Wirkung ausübt.

Es wurde oben dargelegt, daß die Kronen der Bäume sich unter dem Einfluß der Beleuchtung regelmäßig oder symmetrisch entwickeln. Es ist hinzuzufügen, daß die Beleuchtungsverhältnisse z. B. an einer Straßenkreuzung oder bei der Einmündung in einen weiten Platz oder aber in der freien Natur sich so gestalten können, daß zwei Achsen symmetrisch verteilter Helligkeiten entstehen, in welchem Falle der Baum seine Krone auch asymmetrisch ausbilden kann, falls seine Reaktionsfähigkeit auf die gegebenen Lichtstärken groß genug ist. Solche durch die Beleuchtung asymmetrisch gewordene

Baumkronen sind nicht selten zu beobachten. Freilich können, wie aus früheren Auseinandersetzungen hervorgeht, auch andere Umstände bei der Bildung solcher Kronenformen beteiligt sein.

Ich hatte bei Darlegung dieser Ausbildungen der Krone nur stationär gewordene Zustände im Auge. Es soll hier noch auf durch das Licht hervorgerufene wechselnde Kronenformen die Aufmerkkeit gelenkt werden.

Die Regel ist wohl, daß der symmetrische Charakter der Krone sich nach und nach steigert, so daß, wenn der Anschein einer regulären Baumkrone z. B. an Straßenbäumen hervorgerufen werden soll, der Baumschnitt immer mehr und mehr zur Korrektur herangezogen werden muß.

Diese Regel gilt sowohl für jene Holzgewächse, welche infolge ihres Standortes (z. B. in Straßen) als für jene, welche wegen ihrer großen Reaktionsfähigkeit selbst bei freier Exposition zum Symmetrischwerden ihrer Krone verurteilt sind. Sie entwickeln sich anfangs entweder regulär, insbesondere die letzteren, und werden dann symmetrisch; oder ihre anfängliche Symmetrie verstärkt sich. Diese Erscheinung ist leicht zu erklären. Es nahm nämlich an den stärker beleuchteten Seiten des Baumes die größere Laubmasse mehr zu als an den schwächer beleuchteten und so wurde die Menge des Gesamtlichtes, welche der letzteren zufließt, geringer und schränkte die Weiterentwicklung der belaubten Sprosse immer mehr und mehr ein.

Der Baumschnitt, welcher hier nachhelfen soll, bewirkt allerdings Regelmäßigkeit der Krone; aber wenn auch der Umriß des Baumes regelmäßiger geworden ist, so liegt insofern ein nicht geringer Nachteil in dieser Prozedur, als man gerade sehr kräftige Äste, nämlich die der Vorderseite, entfernen oder kürzen muß, was für den Baum nicht von Vorteil ist. Aber die rückwärtige Kronenhälfte gewinnt hierbei doch insofern, als ihr nach der Aussägung oder Kürzung der Äste an der stärker entwickelten Baumseite wieder mehr Licht zufließt.

Der Baumschnitt hat aber nicht nur die Aufgabe, die Unregelmäßigkeiten des Baumwuchses aufzuheben oder zu verringern oder überhaupt der Formgebung der Holzgewächse zu dienen. Wichtiger ist er schon dadurch, daß den Knospen der zurückgebliebenen Äste durch stärkeren Zufluß von Reservesubstanzen eine kräftigere Entwicklung gesichert wird. Allein die Hauptaufgabe des Baumschnittes besteht darin, die Lichtverhältnisse der Holzgewächse zu regeln. Aber gerade von diesem Gesichtspunkte aus ist der Baumschnitt noch gar nicht untersucht worden. Es wäre eine lohnende Aufgabe mit Zuhilfenahme der Lichtmessungsmethode diesen Gegenstand zu verfolgen.

4. Th. v. Weinzierls Untersuchungen über die Bedeutung der chemischen Lichtintensität für die Pflanzenkultur im alpinen Klima.

Zu den Aufgaben, welche sich v. Weinzierl in dem im Jahre 1890 von ihm errichteten alpinen Versuchsgarten auf der Sandlingalpe (Steiermark, 1400 m Meereshöhe) gestellt hat, gehört nebst dem Studium und der Samenkultur der Alpenfutterpflanzen auch die Verfolgung einer Reihe von damit zusammenhängenden wissenschaftlichen Fragen, von denen nur auf diejenigen hier hingewiesen werden soll, welche sich auf die Beziehungen zwischen der chemischen Lichtintensität und den Veränderungen der Kulturpflanzen erstrecken.

Weinzierl[1]) beobachtete schon im Jahre 1892, daß gewisse Spezies von Gramineen der Ebene, wie z. B. *Avena pubescens*, *Koehleria cristata*, *Agropyrum caninum*, *Festuca pratensis* u. a., bei der Kultur im alpinen Klima gewisse landwirtschaftlich höchst wertvolle morphologische Abänderungen zeigen, und zwar nicht nur sporadisch, sondern auch gewisse Merkmale erblich festzuhalten und von Generation zu Generation zu steigern imstande sind, welche sich unzweifelhaft als eine Wirkung des Alpenklimas darstellen; es lag aber auch, nach v. Weinzierls Auffassung auf Grund meiner Versuche[2]) die Annahme nahe, diese Veränderungen vor allem bezüglich der Blattbildung, bezw. der Bestockung auf die Mitwirkung der durch regelmäßige photometrische Bestimmungen auch tatsächlich erwiesenen höheren chemischen Lichtintensitäten auf der Sandlingalpe zurückzuführen[3]).

Aus diesem Grunde wurden auch durch vier Sommer die Versuche mit *Phascolus multiflorus* und *Vicia faba*, und zwar mit demselben Samenmaterial, mit welchem ich gleichzeitig in Wien experimentierte, auf der Sandlingalpe durchgeführt, welche das allgemeine, von mir aufgestellte Wachstumsgesetz bestätigen, daß bei den durchschnittlich höheren Lichtintensitäten auf der Sandlingalpe im Vergleiche zu denjenigen in Wien die Blattoberflächen der Primordialblätter bis zu einem gewissen Grenzwerte größer werden, während an den Blattstielen, bezw. Epicotylen Verkürzung eintritt.

Wenn auch die Giltigkeit dieses Gesetzes für die von Weinzierl konstatierten Abänderungen an einer großen Zahl von Gramineen experimentell noch nicht nachgewiesen ist, so kann wohl aus den von mir mit Mais ausgeführten Versuchen geschlossen werden, daß die von Weinzierl konstatierte auffallende Zunahme der Anzahl

[1]) Alpine Futterbauversuche (1902).
[2]) J. Wiesner, Photom. Untersuchungen I (1893). [3]) l. c. S. 233 u. 234.

der Blatttriebe und auch der Internodien bei gewissen anpassungsfähigen Gramineen als eine Wirkung der größeren chemischen Lichtintensität anzusehen ist.

Soviel kann aber, wie v. Weinzierl sich äußert[1]), heute schon ausgesprochen werden, daß unter den klimatischen Faktoren der alpinen Region zweifellos die chemische Lichtintensität eine sehr große Rolle spielt und den Gestaltungsprozeß gewisser Organe besonders abänderungsfähiger Spezies wenigstens während der frühesten Entwicklung beherrscht und den Anstoß zur charakteristischen Ausgestaltung und späteren Formbildung der Blätter und Stengel, bezw. der Blattscheiden und Spreiten einerseits und der Internodien andererseits gibt. Die Verkürzung der letzteren führt naturgemäß durch Annäherung der Seitentriebknospen an den Hauptlalm zu einer dichteren Bestockung, eine Erscheinung, durch welche sich die meisten, unter dem Einflusse des Alpenklimas kultivierten Gramineen besonders auszeichnen.

Durch diese nunmehr 17 Jahre hindurch fortgesetzten Kulturversuche[2]), bei sorgfältiger Beobachtung aller durch das Alpenklima hervorgerufenen Abänderungen und Fortzüchtung nach den für die Leistung der Abänderungsformen als charakteristisch herausgefundenen und vererbbaren Merkmalen, insbesondere an Futterpflanzen, deren Verbreitungsgebiet vorwiegend in der Ebene liegt, ist es Weinzierl gelungen, neue und unter den gleichen äußeren Einflüssen auch konstante Formen, insbesondere von Gramineen heranzuzüchten, deren Leistung in landwirtschaftlicher Hinsicht die spezifisch alpinen Futterpflanzen, hauptsächlich mit Rücksicht auf die Menge der produzierten organischen Substanz, also den Ertrag, bei weitem übertreffen, so daß auf diese Weise neue Kulturpflanzen, bzw. »Akklimatisationsrassen«, wie z. B. von *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne*, *Avena pubescens*, *Agropyrum caninum*, und *desertorum*, *Sanguisorba dodecandra*, *Trifolium pratense*, *perenne var. nivale*[3]) usw. für den alpinen Futterbau gewonnen worden sind.

5. Einfluß des Lichtes und der Beschattung auf Wachstum und Ertrag der Pflanzen auf Wiesen, Matten und Weiden.

Über diesen Gegenstand liegt eine gründliche und ausführliche Arbeit von F. G. Stebler und A. Volkart vor[4]).

Als Grundlage für diese in praktischer Beziehung wichtige Arbeit werden die physikalischen Standortsverhältnisse genau festgestellt,

[1]) l. c. S. 257. [2]) l. c. S. 266, 1. [3]) l. c. S. 213.
[4]) Einfluß der Beschattung auf den Rasen (1904).

ferner, z. T. in Anlehnung an meine Lichtgenuß- und lichtklimatischen Untersuchungen, das Lichtbedürfnis der in Betracht kommenden Pflanze geprüft und ihr Verhalten als Licht- und Schattenpflanze erörtert. Im Anschluß hieran wird eine Schilderung der Schattenbestände in Fett- und Magermatten, ferner in Weiden des Tieflandes und der Alpenregion gegeben und in einem Schlußkapitel kommen einige wichtige Fragen über den Einfluß des Schattens auf Größe und Qualität des Futterertrages, über die Behandlung verunkrauteter Wiesenbestände in Baumgärten und über Wald und Weide im Hochgebirge zur Sprache.

Die Beobachtungen über das Lichtbedürfnis der Wiesenpflanzen werden hauptsächlich auf dem Versuchsfelde in Oberstrop-Zürich, aber auch sonst noch in den verschiedensten Teilen der Schweiz angestellt.

Die Verfasser unterscheiden nach dem Grade des Lichtbedürfnisses fünf Kategorien von Wiesenpflanzen: 1. Lichtfordernde, 2. Lichtliebende, 3. Indifferente, 4. Lichtmeidende und 5. Lichtfürchtende.

Die »Lichtfordernden« haben zweifellos ein Lichtgenußmaximum = 1, wahrscheinlich auch alle oder die meisten »Lichtliebenden«. Die als Lichtmeidende und Lichtfürchtende bezeichneten meiden das Sonnenlicht, sind also hauptsächlich auf diffuses Licht angewiesen. Die Minima sind für keine der genannten Kategorien bestimmt worden. Das nachfolgende Verzeichnis ist deshalb vollständig gehalten, weil dadurch der Lichtgenuß zahlreicher Pflanzen approximativ charakterisiert erscheint, wodurch eine willkommene Ergänzung des vierten Abschnittes gewonnen ist.

Zu den Lichtfordernden haben die Verfasser folgende Wiesenpflanzen gestellt: *Briza media*, *Festuca ovina duriuscula*, *F. valesiaca*, *Phalaris arundinacea*, *Phleum Michelii*, *Medicago sativa*, *Onobrychis sativa*, *Trifolium montanum*, *Trifolium pratense*, *Carlina acaulis*, *Centaurea jacea*, *C. Scabiosa*, *Cirsium acaule*, *Leucanthemum vulgare*, *Tragopogon orientale*, *Daucus carota*, *Helianthemum vulgare*, *Gentiana verna*, *Salvia pratensis*, *Thymus Serpyllum*, *Poterium Sanguisorba*, *Alectorolophus minor*, *Euphrasia officinalis*, *Silene inflata*.

Lichtliebende Wiesenpflanzen: *Anthoxanthum odoratum*, *Cynosurus cristatus*, *Festuca pratensis*, *Holcus lanatus*, *Lolium italicum*, *Phleum alpinum*, *Ph. pratense*, *Sesleria coerulea*, *Trisetum flavescens*, *Carex sempervirens*, *Anthyllis vulneraria*, *Lotus corniculatus*, *Medicago lupulina*, *Trifolium alpinum*, *T. badium*, *T. hybridum*, *medium*, *Vicia sepium*, *Achillea millefolium*, *Barkhausia taraxacifolia*, *Cirsium spinosissimum*, *Crepis aurea*, *C. biennis*, *Leontodon*

hispidus, *Petasites officinalis*, *Picris hieracioides*, *Taraxacum officinale*[1]), *Carum Carvi*, *Meum mutellina*, *Pastinaca sativa*, *Pimpinella magna*, *Campanula glomerata*, *Campanula patula*, *Phyteuma orbiculare*, *Geranium silvaticum*, *Plantago lanceolata*, *P. media*, *P. alpina*, *Polygala amarella*, *Polygonum Bistorta*, *Rumex arifolium*, *Primula officinalis*, *Ranunculus bulbosus*, *Potentilla aurea*, *Alchemilla alpina*, *Lychnis flos cuculi*.

Indifferente. Hierunter sind wohl jene Wiesengewächse zu verstehen, für deren Gedeihen es gleichgiltig ist, ob sie von der Sonne getroffen werden oder bloß der diffusen Tagesbeleuchtung ausgesetzt sind. Hierher rechnen die Verfasser: *Alopecurus pratensis*, *Brachypodium pinnatum*, *Deschampsia caespitosa*, *Festuca rubra*, *Molinia caerulea*, *Nardus stricta*, *Poa pratensis*, *Carex montana*, *C. verna*, *Luzula campestris*, *Cirsium oleraceum*, *Crepis blattarioides*, *Chaerophyllum aureum*, *Campanula rotundifolia*, *Euphorbia Cyparissias*[2]), *Ranunculus acris*, *Potentilla Tormentilla*[3]), *Vaccinium uliginosum*, *V. Vitis idaea*, *Narcissus poeticus*, *N. pseudonarcissus*, *Colchicum autumnale*[4]), *Crocus vernus*, *Pteris aquilina*[5]).

Lichtmeidende Wiesenpflanzen, also diejenigen, welche durch die direkte Sonnenstrahlung geschädigt werden: *Danthonia decumbens*, *Carex ferruginea*, *Trifolium repens*, *Achillea macrophylla*, *Bellidiastrum Michelii*, *Bellis perennis*[6]), *Mulgedium alpinum*, *Anthriscus silvestris*, *Cerastium triviale*, *Myosotis silvatica*, *Cardamine pratensis*, *Ajuga reptans*, *Brunella vulgaris*, *Lysimachia Nummularia*, *Primula elatior*, *Anemone nemorosa*, *Aquilegia vulgaris*, *Viola odorata*, *Galanthus nivalis*, *Leucojum vernum*, *Lilium Martagon* und *Ornithogalum umbellatum*[7]).

Endlich noch eine Gruppe von Wiesenpflanzen, welche die Verfasser als Lichtfürchtende bezeichnen, die also nur auf diffuses Licht, und zwar schwaches diffuses Licht angepaßt erscheinen. In diese Gruppe werden von den Verfassern eingereiht: *Bromus sterilis*, *Poa nemoralis*, *P. trivialis*, *Carex bryzoides*, *Lathyrus vernus*, *Homogyne*

---

[1]) Nach meinen Wiener Beobachtungen ist für *Taraxacum officinale* L im April $= 1-\frac{1}{4}$, im Mai und Juni $1-\frac{1}{12}$ (s. oben S. 128).

[2]) Nach meinen Wiener Beobachtungen ist für *Euphorbia Cyparissias* L im April $= \frac{1}{1.4} - \frac{1}{3.9}$, im Mai und Juni sinkt das Minimum bis auf $\frac{1}{12}$ (s. oben S. 130).

[3]) Nach meinen in Mutters in Tirol angestellten Beobachtungen geht diese Pflanze (= *Tormentilla erecta* L bloß bis $\frac{1}{5}$ in den Schatten des Fichtenwaldes (s. oben S. 164).

[4]) *Colchicum autumnale* $L = 1-\frac{1}{8}$ (s. oben S. 132).

[5]) *Pteris aquilina* $L = 1-\frac{1}{60}$ (s. oben S. 165).

[6]) *Bellis perennis* für Wien: L im April $1-\frac{1}{2}$, im Juni $1-\frac{1}{3}$, im Juli $1-\frac{1}{5}$ (s. oben S. 128).

[7]) *Ornithogalum umbellatum* $L = \frac{1}{1.1} - \frac{1}{3.8}$ (s. oben S. 128).

alpina, *Aegopodium podagraria*, *Stellaria nemorum*, *Mercurialis perennis*, *Corydalis cava*[1]), *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Ficaria verna*, *Fragaria vesca*, *Vaccinium Myrtillus*[2]), *Viola biflora*, *V. silvatica* und *Allium ursinum*.

Eine nicht geringe Anzahl von Wiesenpflanzen zeigen nach Angabe der Verfasser ein verschiedenes Verhalten dem Lichte gegenüber. Dieselben lassen sich in folgende Gruppen stellen:

1) Es sind lichtfordernd bis lichtliebend: *Bromus erectus*.

2) Es sind lichtliebend bis indifferent: *Agrostis vulgaris*, *Heracleum sphondylium*, *Rumex acetosa*, *Melandrium diurnum*, *Galium Mollugo*, *Veratrum album*.

3) Es sind indifferent bis lichtmeidend: *Agrostis alba*, *Bromus mollis* und *Ranunculus repens*.

4) Endlich werden als lichtliebend bis lichtmeidend bezeichnet. *Dactylis glomerata*[3]), *Lolium perenne*, *Poa alpina*, *Calluna vulgaris*[4]), *Erica carnea*, *Caltha palustris*, *Trollius europaeus* und *Alchemilla vulgaris*.

In die erste Gruppe gehören Pflanzen von hohem, in die zweite und dritte Pflanzen von mittlerem Lichtgenuß. In der vierten Gruppe erscheinen, so sollte man vermuten, Pflanzen von sehr großer Weite des Lichtgenusses, denen also ein hohes Maximum und ein niederes Minimum zukommt. Ich habe von den in dieser Gruppe genannten Pflanzen bloß *Dactylis glomerata* und *Calluna vulgaris* genau untersucht. Erstere hat tatsächlich eine große Weite des Lichtgenusses. Aber letztere hätte ich in der ersten Gruppe vermutet (s. S. 164 und 217).

Über den Einfluß des Schattens auf den Futterertrag des Rasens haben die beiden Verfasser sehr eingehende und erfolgreiche Studien angestellt. Einige der wichtigen Resultate seien hier im kurzen wiedergegeben.

[1]) Nach meinen in den Auen der Umgebung von Wien angestellten Beobachtungen ist hier der Lichtgenuß von *Corydalis cava* = $\frac{1}{2}$—$\frac{1}{4}$. In der subalpinen Region (500 m) fand ich die Pflanze frei exponiert und bestimmte ihren Lichtgenuß = $1-\frac{1}{1.2}$. Stebler und Volkart (l. c. S. 24) meinen, daß meinerseits eine Verwechslung mit *C. solida* vorliege, welche in der subalpinen Region der Schweiz und tatsächlich auf den Höhen frei exponiert vorkommt, während *C. cava* sich nur in der Tiefe hält. Ich muß aber zur Richtigstellung bemerken, daß letztere Pflanze in Niederösterreich von der Ebene bis in die höheren Voralpen aufsteigt und sogar noch auf dem Schneeberg in einer Höhe von 1450 m von Richter beobachtet wurde. S. hierüber Beck, Flora von Niederösterreich (Wien 1892) S. 437.

[2]) *Vaccinium Myrtillus* L = $1-\frac{1}{48}-\frac{1}{54}$ (s. oben S. 164).

[3]) *Dactylis glomerata* L = $1-\frac{1}{52}$. L = $1-\frac{1}{11}$ normal; L = $\frac{1}{11}-\frac{1}{30}$ Schattenform. Unter $\frac{1}{39}$ nicht mehr blühend. Alles nach im Juni angestellten Wiener Beobachtungen (s. oben S. 125).

[4]) L = $1-\frac{1}{10}$ (s. oben S. 164).

Unter den Schattenbeständen stehen diejenigen, welche im Schatten von Obstbäumen auftreten, obenan, da ein sehr großer Teil des in der Schweiz gesammelten Futters unter Obstbäumen oder in Bauerngärten geerntet wird. Der Ernteertrag fällt mit dem Schattengrade sowohl was Qualität als Quantität des Futters anlangt, zusammen. Unter den gewöhnlichen Fruchtbäumen gibt der Nußbaum den größten Schatten, es folgen dann Kastanie, Äpfel- und Birnbäume, zuletzt kommt der Kirschbaum. Pyramidenförmige Obstbäume (Birne) schatten weniger als solche mit ausgebreiteter Krone. Bäume mit tief herabhängenden Ästen nehmen dem Boden mehr Licht als hochstämmige Bäume.

Unter den Gräsern ist das Knäuelgras (*Dactylis glomerata*) wegen seiner Anpassung an hohe und niedere Lichtintensitäten, ferner wegen seiner frühen Triebe und der reichen Blattentwicklung sehr stark schattenertragend. Es bildet im Obstgarten häufig sehr ertragreiche Bestände.

Ein bei Zürich auf einer Fettwiese (Seehöhe 465 m) unter Birnbäumen zur Ausbildung gekommener Knäuelgrasbestand ergab bei der Analyse:

Dactylis glomerata (Knäuelgras) . .	55.9	Proz.
Bromus sterilis (Unfruchtb. Trespe)	27.9	»
Lolium temulentum (Ital. Raigras) .	11.5	»

Nebenher traten noch *Taraxacum officinale*, *Plantago media* und einige wenige Gräser auf.

Durch starke Versamung kann in einem solchen Bestand *Bromus sterilis* so sehr überhandnehmen, daß nebenher nur etwa 8 Proz. fremder Spezies (*Dactylis glomerata* und *Poa trivialis*) vorkommen. Diese Umwandlung des Bestandes bedingt eine große wirtschaftliche Schädigung, weil dann der Rasen nur einmal geschnitten werden kann, und das Heu aus stark verholzten nährstoffarmen Halmen besteht.

Ein wichtiger Repräsentant des schattigen Baumgartens ist auch *Poa trivialis*, das gemeine Rispengras. Daß Beschattung das gemeine Rispengras in seiner Entwicklung begünstigt, geht aus folgenden Daten hervor, die sich auf zwei Fettwiesen von gleicher Lage (440 m ü. d. M.) beziehen, von denen die eine eine sonnige Lage hatte, die andere durch Birnbäume überschattet war.

	Sonnig		Schattig	
Poa trivialis	13.5	Proz.	65.0	Proz.
Lolium perenne	41.3	»	15.6	»
Dactylis glomerata . .	14.4	»	6.3	»
Holcus lanatus	13.7	»	—	»

	Sonnig	Schattig
Festuca rubra	4.6 Proz.	— Proz.
Poa pratensis	— »	0.8 »
Trisetum flavescens . .	0.7 »	— »

Der Rest bestand aus Klee- und Hahnenfußarten und einigen andern Dicotylen. Wie man sieht, tritt an sonnigen Stellen *Poa trivialis* stark zurück. Letztere spielt in allen schattigen Fettwiesen mit frischem Boden eine wichtige Rolle. Der Ertrag ist bei Vorwalten dieser Grasart kein günstiger, so daß es sich empfiehlt, dasselbe durch Eggen und Nachsaat anderer besserer Arten zu bekämpfen.

Der Lärchenschatten ist so lichtstark (s. oben S. 164), daß in demselben eine reiche krautige Bodenvegetation sich ausbilden kann. Vergleicht man die Bodenvegetation unter Lärchenschatten und bei freier Lage, so tritt die Abhängigkeit der Entwicklung der Pflanzen auf beiden sonst gleichgearteten Standorten oft sehr deutlich hervor, wie folgende Beobachtungen lehren.

Ein Bestand unter einer Lärche, verglichen mit einem auf einer nebenanliegenden Wiese (1450 m ü. d. M.), gab folgende Resultate:

	Unter der Lärche	Frei gelegen
Dactylis glomerata . .	29.6 Proz.	6.3 Proz.
Avena flavescens . . .	9.0 »	25.1 »
Anthoxanthum odoratum	2.6 »	0.9 »
Poa pratensis.	2.1 »	— »
Trifolium repens . . .	5.0 »	1.4 »
T. pratense.	3.7 »	7.6 »
Ranunculus acris . . .	5.4 »	— »
Trollius europaeus. . .	5.0 »	13.3 »
Galium Mollugo . . .	5.3 »	— »

Im Fichtenschatten ist der Grasertrag begreiflicherweise im Vergleich zum Lärchenschatten ein weit geringerer, was in erster Linie auf das niedrige Lichtgenußminimum der Fichte ($\frac{1}{30}$) im Vergleich zur Lärche ($\frac{1}{5}$) zurückzuführen ist. »Der Boden unter den Fichten ist viel lockerer, die Gräser, Scheingräser und Schmetterlingsblütler sind verschwunden, dagegen machen sich geringwertige Arten bemerkbar, während unter der Lärche der Boden noch ein ganz guter ist«[1]).

Günstiger als unter den Fichten gestaltet sich mit Bezug auf den Futterwert der Rasen, welcher unter Laubbäumen auftritt, da im Frühling, solange diese Bäume noch unbelaubt sind, die Bodenvegetation begünstigt wird. Der Bestand ist aber viel lockerer als in der Sonne und kennzeichnet sich durch schattenliebende Arten.

[1]) l. c. S. 65.

Zu den Schattenbeständen rechnen die Verf. auch die auf nach Norden geneigten Wiesen. In solchen Nordlagen ist die Insolation eine geringere als in den anderen Lagen oder in der Ebene. Die Böden der Nordlage sind feuchter als jene der Südlage, selbst unter sonst gleichen Verhältnissen. Deshalb findet auf ersteren die Ansiedelung einer feuchtigkeitliebenden (hygrophilen) auf letzteren die einer trockenheitliebenden (xerophilen) Vegetation statt. Wenn die gleichen Gewächse sowohl auf der Nord- als auf der Südseite auftreten, so entfalten sie sich unter dem Einflusse der strahlenden Sonne an letzterer viel üppiger. Dieser Unterschied der Lage macht sich von der Ebene an bis in die Alpenregion bemerkbar, wie aus folgendem Beispiel hervorgeht.

1. Mähwiese, 965 m ü. M.

Sonnenseite xerophil			Schattenseite hygrophil	
51.0 Proz.		Gramineen	36.7 Proz.	
19.9 Proz.	*Brachypodium pinnatum*		*Agrostis alba*	4.4 Proz.
15.1 »	*Festuca ovina*		*Festuca rubra*	5.6 »
8.8 »	*Bromus erectus*			
3.6 Proz.	*Dactylis glomerata*		12.9 Proz.	
0.4 »	*Anthoxanthum odoratum*		8.5 »	
1.0 »	*Poa pratensis*		*Poa trivialis*	2.0 »
2.2 »	*Briza media*			
5.3 Proz.		Papilionaceen	2.2 Proz.	
16.3 »		Compositen	4.6 »	
1.4 »		Ranunculaceen	19.0 »	
1.4 »	*Ranunculus bulbosus*		*Trollius europaeus*	13.8 »
			Ranunculus montanus	3.8 »
			R. nemorosus	1.4 »

Der Rest (26% auf der Sonnenseite, 37.5% auf der Schattenseite) verteilte sich auf die verschiedensten Pflanzenfamilien.

Als Gegenstück sei noch eine 2200 m ü. M. gelegene Magerwiese vorgeführt, welche alle 2—3 Jahre geschnitten wurde.

Südexposition			Nordexposition	
46.0 Proz.		Gramineen	17.4 Proz.	
20.6 Proz.	*Sesleria caerulea*		*Festuca rubra*	8.1 Proz.
13.7 »	*Festuca pumila*		*Festuca Scheuchzeri*	5.5 »
11.7 »	*Agrostis alpina*		*Poa alpina*	1.7 »
			Nardus stricta	1.1 »
			Anthoxanthum odoratum	1.0 »
10.4 Proz.		Cyperaceen	0.8 Proz.	
10.4 »	*Carex sempervirens*		*Carex nigra*	0.8 »
5.7 Proz.		Papilionaceen	0.0 Proz.	

Südexposition			Nordexposition	
5.4 Proz.	*Anthyllis vulneraria*		—	
0.3 »	*Hedysarum obscurum*		—	
5.3 Proz.	Compositen		24.8 Proz.	
3.0 »	*Erigeron uniflorum*	*Homogyne alpina*	21.5 Proz.	
2.1 »	*Antennaria divica*	*Crepis aurea*	2.7	»
0.2 »	*Hieracium* sp.	*Leontodon hispidus*	0.4	»
		Bellidiastrum Michelii	0.2	»
7.1 Proz.	Verschiedene Familien		49.2 Proz.	

An diese Daten anknüpfend wird noch die Bemerkung gemacht, daß *Rhododendron* an Nordhängen sehr oft weite Flächen bedeckt, hingegen an der Südseite desselben Berges fehlt.

Einzelne Futtergräser wurden unbeschattet und beschattet kultiviert und sodann eine Analyse der Ernte vorgenommen. Es ergaben sich hierbei folgende Hauptresultate:

1) Durch die Beschattung wird der Gehalt an Rohfaser herabgesetzt.

2) Der Gehalt an stickstoffreien Extraktivstoffen ist bei der unbeschatteten Pflanze höher. Hingegen wird

3) der Proteïngehalt durch Beschattung erhöht,

4) desgleichen der Aschengehalt.

6. Der wechselseitige Einfluß des Lichtes und der Kupferkalkbrühe auf den Stoffwechsel der Kulturpflanzen.

Über diesen in landwirtschaftlicher Beziehung wichtigen Gegenstand liegt eine sehr gründliche Untersuchung von Ewert, Leiter der botanischen Abteilung der Versuchsstation des kgl. Pomologischen Instituts in Proskau, vor, in welcher umfassende, nach der oben beschriebenen Methode ausgeführte Messungen der Lichtstärke zur Geltung kommen [1]).

Kupferkalkbrühen (Bordeauxbrühen) werden in der Wein- und Obstkultur, übrigens auch in anderen Kulturen häufig angewendet, um die schädigende Wirkung von laubbewohnenden Pilzen und anderen Schädlingen hintanzuhalten. Das Studium der Einwirkung dieser Brühen auf die betreffenden Kulturpflanzen hat einige Forscher zu der Ansicht geführt, daß die Bordelaisierung — d. i. eben die Behandlung mit Kupferkalkbrühe — der Pflanze direkt zugute kommt, indem die Assimilationstätigkeit gesteigert werde. Es übe, meinte man [2]), das Kupfer einen die Kohlensäureassimilation fördernden Reiz

[1]) Landwirtschaftliche Jahrbücher (1905).

[2]) Frank und Krüger, Einfluß d. Kupferkalkbrühe auf die Kartoffelpflanze (1894).

auf die Pflanze aus. Von anderer Seite wurde eine solche Assimilationsförderung zugegeben aber hauptsächlich auf Eisen zurückgeführt, welches als Sulphat oder in anderen Verbindungen die in der Bordeauxbrühe enthaltene Kupferverbindung stets begleitet [1]). Dahingegen wurde zuerst von Schander [2]) die Vermutung ausgesprochen, daß die Vorteile des Bordelaisierens, abgesehen von der fugiziden Wirkung, die niemand bezweifelt, darin bestehen, daß der Absatz der Kupferkalkbrühe, welcher sich an den bordelaisierten Blättern ansammelt, eine Schattenwirkung hervorbringt, welche für die Pflanze günstig ist. Nach der Meinung Schanders wird durch die Kupferkalkbrühe eine angeblich zu starke, also der Pflanze nicht mehr förderliche Sonnenwirkung hintangehalten.

Ewert hat den strittigen Gegenstand auf das eingehendste studiert und ist zu dem Resultate gekommen, daß Schander auf der richtigen Fährte sich befand, indem tatsächlich die durch den Absatz der Brühe erfolgende Verminderung der Stärke des in das Blatt eindringenden Lichtes jene Verschiedenheiten erklärt, welche zwischen den normalen und den bordelaisierten Pflanzen zu erkennen sind.

Es wurde aber durch die Untersuchungen Ewerts auch nachgewiesen, daß bei Behandlung mit Kupferkalkbrühe — es wurde hauptsächlich mit Bohnen und Kartoffelsämlingen gearbeitet — die Pflanze keinen das Leben förderlichen Anreiz empfängt, vielmehr eine Hemmung sich einstellt, indem die durch den Kupferkalkbelag hervorgerufene Beschattung eine Einschränkung der Atmung und fast aller anderen Lebensfunktionen zur Folge hat, wie die relativ geringeren Mengen von Trockensubstanz und speziell die kleine Menge von Eiweiß und Stärke, welche die bordelaisierten Pflanzen im Vergleich zu den normal gehaltenen hervorbringen, beweisen. Es wurde ferner gezeigt, daß die mit Bordeauxbrühe behandelten Pflanzen sowohl zur lichtschwachen als zur lichtstarken Vegetationszeit eine relativ geringere Ernte ergaben.

Die von anderer Seite früher behauptete Steigerung der Kohlensäureassimilation bei bordelaisierten Blättern, gestützt auf die vermehrte in den Blättern angesammelte Stärkemenge, hat sich als unrichtig herausgestellt; vielmehr wurde eine Verminderung der Atmung und infolgedessen ein langsameres Verschwinden der Stärke insbesondere zur Nachtzeit bei mit Bordeauxbrühe behandelten Blättern konstatiert.

Die Bedeutung der Kupferkalkbrühe ist durch die Untersuchungen Ewerts nunmehr klar geworden. Sie besteht nur in der erfolg-

[1]) Aderhold, Wirkung der Bordeauxbrühe (1899).
[2]) R. Schander, Physiologische Wirkung der Kupfervitriolkalkbrühe (1904).

reichen Bekämpfung der Schädlinge, insbesondere der Pilze. Es soll aber die Brühe nicht mehr als $\frac{1}{2}$ — 1 Prozent der betreffenden Salze enthalten. Werden stärkere Lösungen, z. B. 3 — 4 prozentige, angewendet, durch welche man eine Steigerung der Kohlensäureassimilation zu erreichen vermeinte, so setzt man nur die Wirkung des Lichtes und damit die Zucker- und Stärkebildung im Laubblatte herab, was namentlich im Weinbau, wo die Wirkung des direkten Sonnenlichtes von großer Bedeutung für die Produktion von Zucker ist, sehr üble Folgen nach sich ziehen kann. —

In einer später veröffentlichten Arbeit[1]) wird gezeigt, daß die Kupferkalkbrühe eine günstige Schattenwirkung auf die Pflanze ausüben könne, wenn dieselben sehr unter Wassermangel zu leiden haben. Eine die Pflanzen begünstigende Reizwirkung durch die Bestandteile der Brühe konnte nicht konstatiert werden, hingegen bringt die Behandlung mit Bordeauxbrühe insofern eine schädigende Wirkung hervor, als das vegetative Wachstum eine Hemmung erfährt. Hingegen erhielt Ewert günstige Resultate der Bordelaisierung bei *Ribes*-Stöcken, die von *Gloeosporium Ribes* befallen waren.

7. Über den Lichtgenuß der Weinrebe.

L. Linsbauer[2]) hat sich der dankenswerten Aufgabe unterzogen, den Lichtgenuß der Weinrebe an verschiedenen Orten (Grignano bei Triest, Villa Vicentina bei Monfalcone, Umgebung von Wien) kennen zu lernen. Es hat sich hierbei darum gehandelt, die Beleuchtungsverhältnisse der reifenden Trauben ausfindig zu machen und ein Urteil über die an den drei genannten Orten geübten, durchaus verschiedenen Kulturmethoden zu gewinnen.

Daß die Beleuchtung der reifenden Trauben einen starken Einfluß auf die Qualität der Frucht ausübt, ist dem Praktiker bekannt, indes auch durch wissenschaftliche Untersuchungen festgestellt, namentlich durch eine Arbeit A. Lévys[3]). Dunkel gehaltene Trauben enthalten weniger Zucker und mehr organische Säuren als Lichttrauben des nämlichen Stockes.

Was die Kulturmethoden anlangt, so werden im Süden die Reben in der Regel mehrjährig in Lauben oder an Stützbäumen, oder als Stöcke gezogen, während bei uns die Zucht gewöhnlich in der Pflege von Stöcken besteht, an welchen einjährige Triebe die Trauben hervorbringen. Als Stützbäume werden in den berühmten Weingärten der Villa Vicentina (im Besitze der Ex-Kaiserin Eugenie)

[1]) Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft (1905).
[2]) Lichtgenuß der Weinrebe (1906).
[3]) De l'influence de la lumière sur la maturation des raisins (1881).

Kirschbäume, Weiden und Ahorn (*Acer campestre*), in Pola auch die Mannaesche (*Fraxinus Ornus*) verwendet.

Es wurden verschiedene Sorten der Rebe untersucht, von welchen jede einzelne ihren spezifischen Lichtgenuß aufwies. Aber im großen ganzen ist der Lichtgenuß (der reifenden Trauben) von der Kulturmethode abhängig, wie aus folgenden Zahlen hervorgeht, welche die bei den einzelnen Sorten beobachteten Grenzwerte der Minima des Lichtgenusses bezeichnen.

Einzelstehende Stöcke:	Lichtgenuß	$\frac{1}{12} - \frac{1}{15}$,
Reben mit Stützbäumen	„	$\frac{1}{73} - \frac{1}{118}$,
Lauben (Pergole)	„	$\frac{1}{100} - \frac{1}{183}$.

Nach Linsbauer ist das Maximum des relativen Lichtgenusses der Rebe = 1, während das Minimum mit den eben angeführten Minimis übereinstimmen würde. Daß die Minima für *Vitis* sehr klein sind, geht, wie der genannte Forscher bemerkt, auch aus meinen an *Vitis cordifolia* angestellten Versuchen hervor, welche ein Minimum von $\frac{1}{70} - \frac{1}{80}$ ergaben.

Durch die Kultur selbst ist also eine Änderung des Lichtgenusses eingetreten. »Die bei uns gepflegte Kulturmethode der Rebe (in Einzelstöcken)«, sagt L. Linsbauer, »welche von den natürlichen Verhältnissen am meisten abweicht, hat das Minimum ihres Lichtgenusses wesentlich erhöht. Die so außerordentlich geringen Lichtintensitäten, welchen die Trauben bei der italienischen Laubenkultur ausgesetzt sind, sind zunächst sehr auffällig. In unserem Gebiete würden die Trauben mit so geringen Bruchteilen des Tageslichtes gewiß ihr Auslangen nicht finden. Daß dies im Süden möglich ist, wird aus zwei Gründen erklärlich: aus der daselbst viel längeren Dauer des Sonnenscheins (Mai bis Oktober in Wien 1252, in Pola 1671 Stunden) und den, absolut genommen, höheren Lichtintensitäten. — Daß demnach, schon mit Rücksicht auf die Lichtverhältnisse, die Laubenkultur bei uns ausgeschlossen ist, ist klar. Vielmehr muß den Pflanzen ein höherer Lichtgenuß eben durch die bei uns gebräuchliche Art der Kultur (in Einzelstöcken) verschafft werden«.

L. Linsbauer kommt auch auf die im vorigen Artikel erörterte Frage des wechselseitigen Einflusses des Lichtes und der Kupferkalkbrühe, welche durch Ewert[1]) angeregt und deren Lösung von ihm gefördert wurde. Ewert fand, daß 4prozentige Bordeauxbrühe nur mehr $\frac{1}{5}$ des auffallenden Lichtes passieren läßt, wodurch eine

[1]) Wechselseitiger Einfluß des Lichtes und der Kupferkalkbrühe auf den Stoffwechsel der Pflanzen (1905).

Lichtschwächung hervorgerufen wird, welche die Kohlensäureassimilation herabsetzt. L. Linsbauer ist der Ansicht, daß bei den günstigen Beleuchtungsverhältnissen, welche im Süden herrschen, noch konzentriertere Kupferkalkbrühen von der Rebe ohne Nachteil ertragen werden dürften.

8. Über den Einfluß des Sonnen- und des diffusen Tageslichtes auf die Entwicklung von *Beta vulgaris* (Zuckerrübe).

Über diesen Gegenstand liegt eine wertvolle Arbeit vor, welche von Siegfried Strakosch im vorigen Jahre veröffentlicht wurde [1]).

Die Stammpflanze der Zucker- oder Runkelrübe ist bekanntlich eine ausgesprochene Sonnenpflanze. Strakosch hat durch feldmäßig durchgeführte Versuche den Nachweis geliefert, daß die kultivierte Rübe in ausschließlich diffusem Lichte zur vollkommen normalen Entwicklung gebracht werden kann, daß aber das direkte Sonnenlicht eine reichlichere Ausbildung und einen größeren Zuckergehalt der Wurzel zur Folge hat.

Es wurden Pflanzen, welche der vollen Sonnenwirkung ausgesetzt waren, mit solchen verglichen, welche der Einwirkung des direkten Sonnenlichtes entzogen waren. Die Abhaltung der direkten Strahlung erfolgte teils durch Holzplanken, teils durch mit Gaze überspannte Rahmen. Die durchschnittlichen Lichtintensitäten, denen die »Schattenpflanzen« ausgesetzt waren, verhielten sich wie $1 : 0 \cdot 746 : 0 \cdot 578$, wobei die Einheit (angenähert) dem ganzen diffusen Anteil des gesamten Tageslichtes entsprach.

Unter dem Einfluß des gesamten diffusen Tageslichtes kamen die Pflanzen zur vollkommen normalen Entwicklung, desgleichen diejenigen, welche $\frac{3}{4}$ des gesamten diffusen Tageslichtes empfingen, während die Hälfte dieses Lichtes zur normalen Entwicklung nicht mehr ausreichte.

Vergleicht man die im gesamten diffusen Tageslicht herangewachsenen Pflanzen — sie seien als »Schattenrüben« bezeichnet — mit den der vollen Einwirkung der Sonne ausgesetzten, die wir »Sonnenrüben« nennen wollen, so ergeben sich Unterschiede, aber durchaus nur Unterschiede des Grades, welche sich hauptsächlich in der Zahl und Ausbildungsweise der Blätter, ferner im Gewichte und in der chemischen Zusammensetzung der Rübe zu erkennen gaben, wie folgende Zahlen lehren:

---

[1]) Öster.-ung. Zeitschr. für Zuckerindustrie. Wien (1906).

	Sonnenrübe	Schattenrübe
Länge des Blattstiels	23 cm	25 cm
Länge der Blattspreite	20 „	18 „
Breite „ „	14.5 „	14 „
Blätterzahl 16. August	34 „	24 „
Blätterzahl 5. September . . .	33 „	24 „
Blätterzahl 3. Oktober	35 „	24 „
Abgestorbene Blätter in der Zeit vom 16. August bis 3. Oktober	14 „	14 „
Blätterzuwachs im gleichen Zeitraume	21 „	10 „

Saftzusammensetzung in Prozenten:

	Sonnenrübe 1904	Schattenrübe 1904, Intensität gleich $\frac{3}{4}$ des gesamten diffusen Tageslichtes	Sonnenrübe 1905	Schattenrübe 1905, Intensität gleich dem gesamten diffusen Tageslichte
Ballinggrade	17.70	16.55	20.05	19.08
Polarisation (Rohrzucker)	14.45	12.84	17.60	16.09
Nichtzucker im Safte . .	3.25	3.71	2.45	2.99
Quotient	81.60	77.60	87.70	84.30
Zucker in der Rübe (Digestion)	12.60	11.70	15.80	14.00
Durchschnittsgewicht einer Rübe	190 g	58 g	328 g	104 g

Strakosch faßt am Schlusse seiner Abhhandlung die wichtigsten Ergebnisse seiner Untersuchungen folgendermaßen zusammen:

1. Die Zuckerrübe kann in ausschließlich diffusem Tageslichte, genügende Stärke desselben vorausgesetzt, zur normalen Entwicklung gebracht werden.

2. Nichtsdestoweniger wird durch das direkte Sonnenlicht eine Förderung bewirkt, welche sich vor allem in einer Substanzvermehrung äußert, und zwar viel stärker bei der Wurzel, als bei den Blättern.

3. Das Fehlen der direkten Besonnung hat eine namhafte Steigerung der Nichtzuckerstoffe im Rübensafte zur Folge, sowie eine Verringerung des perzentuellen Zuckergehaltes. Letzterer wird jedoch nicht im selben Maße beeinflußt, wie die Substanzmenge des Rübenkörpers.

4. Die interzellulare Transpiration ist unter gleichen Verhältnissen bei den normalen Rübenblättern stärker als bei solchen, die im ausschließlich diffusen Lichte gezogen wurden, doch scheinen die letzteren eine stärkere epidermoidale Transpiration zu besitzen.

5. Die untersuchten Sonnenblätter zeigten gegenüber den Schattenblättern größere Stomata sowie eine andere Verteilung derselben, und zwar eine namhaftere Anzahl Stomata auf der Oberseite, eine geringere Anzahl auf der Unterseite der Blätter.

6. Die Ableitung der Assimilate geht bei den Schattenblättern langsamer vor sich.

7. Mit der Zunahme der Lichtintensität verringern sich die Monosaccharide im Verhältnis zu den Disacchariden in den Blättern [1]).

9. Einige Bemerkungen über Lichtmessungen in Gärten, in geschlossenen Räumen (Wohnräumen usw.), in welchen Pflanzen kultiviert werden, und in Gewächshäusern.

Das unendlich abgestufte Lichtbedürfnis der Gewächse, welches gleich den wildwachsenden auch die Kulturpflanzen beherrscht, läßt es von vornherein zweckmäßig erscheinen, sich über die Lichtverhältnisse jener Örtlichkeiten, an welchen Pflanzen kultiviert werden sollen, Klarheit zu verschaffen.

Wie vorteilhaft es ist, bei Kulturen von Holzgewächsen, welche nicht in freier Exposition durchgeführt werden, sondern wo das Tageslicht nur zum Teile den Bäumen und Sträuchern zugute kommt, sich der Lichtmessung zu bedienen, habe ich schon in dem vorangegangenen Artikel (3) dargelegt und durch einige Beispiele illustriert.

Es scheint mir nicht überflüssig, diesen Gegenstand vom prinzipiellen Standpunkt aus mit Rücksicht auf Gartenkultur, insbesondere auf die Kultur von Blumen und anderen Gewächsen im Garten und in geschlossenen Räumen zu erörtern, nämlich zu untersuchen, ob jene genauen, zahlenmäßigen Lichtbestimmungen, welche wir im Auge haben, die sich auf die oben (S. 10ff.) geschilderten Methoden stützen, dem Kultivateur einen praktischen Nutzen gewähren.

Man wird vielleicht schon von vornherein gegen das Bestreben, Lichtmessungen in die rationelle Gartenkultur einzuführen, einwenden, daß man sich bisher ohne Lichtmessungen beholfen habe und trotzdem in Gärten, Anlagen, Gewächshäusern usw. großartige Erfolge erzielt habe.

Der praktische, durch reiche Erfahrung geschärfte Blick hilft ja gewiß über viele Schwierigkeiten hinüber, das lehrt ja jedes Gewerbe

[1]) Punkt 8 und 9 wurden fortgelassen, da sich dieselben mit der Qualität der Mono- und Disaccharide im Rübenblatte und der Rübe beschäftigen und nicht im engen Zusammenhange mit der Frage, um die es sich handelt, stehen. Es sei bezüglich dieser Punkte auf das Original verwiesen.

und jede Kunst. Aber eben so sicher ist es, daß ein rationeller, auf wissenschaftlicher Einsicht beruhender Betrieb irgendeines Gewerbes oder einer Kunst einen rascheren Fortschritt bewirkt und zu größeren Erfolgen führt, als ein bloß auf die unmittelbare Anschauung gestützter empirischer Betrieb. Die Geschichte der Gartenkunst bietet hierfür zahllose Belege. Heiß, warm, kühl und kalt empfindet man durch das Hautgefühl, aber dieses uns eigene, durch die Erfahrung geschärfte Empfindungsvermögen ist für den rationell arbeitenden Gärtner nicht ausreichend, um die für seine Gewächshauskulturen erforderlichen Temperaturen zu kontrollieren und zu regeln, und er macht vom Thermometer fortwährend Gebrauch. So wie vor Erfindung des Thermometers bei Beurteilung der Temperatur, so ist der Gärtner, wenn es sich um die Abschätzung der Lichtverhältnisse in Gärten, Anlagen, Gewächshäusern usw. handelt, auf die subjektive Empfindung angewiesen. Wie viele Abstufungen des Lichtes kann er durch das Auge beurteilen? Sonnig, hell aber nicht sonnig, schattig, tiefschattig, düster. Mehr wird er an Abstufungen des Lichtes nicht in Worte fassen können, alles andere sind vage Lichtempfindungen, die sich, je nach seinem Auffassungs- und Empfindungsvermögen, in einem mehr oder minder feinen Takt, die Lichtbedürfnisse der Pflanzen zu beurteilen, ausdrücken werden. Behufs richtiger Beurteilung des Lichtbedürfnisses der Kulturpflanzen wird man deshalb auch methodisch vorzugehen haben.

Wie man in Gärten, Anlagen, in zu bepflanzenden Straßenzügen bei der Kultur von Holzgewächsen auf die Beleuchtungsverhältnisse zu achten hat und wie dieselben festzustellen sind, habe ich schon in dem vorangegangenen Artikel 3 erörtert.

Daß man bei kraut- und staudenartigen Gartengewächsen, welche nicht im vollen, sondern durch Holzgewächse oder auf andere Art eingeschränktem Lichte kultiviert werden sollen, gleichfalls auf die Beleuchtung zu achten hat, ist wohl einleuchtend. Es wird keine Schwierigkeiten machen, auch in diesen Fällen die Lichtverhältnisse methodisch festzustellen.

Bei Beurteilung der Lichtverhältnisse von Örtlichkeiten, auf welchen kraut- und staudenartige Gewächse kultiviert werden sollen, wird man im wesentlichen so vorzugehen haben, wie bei Anpflanzungen von Holzgewächsen. Einerseits muß man den Lichtgenuß der betreffenden Pflanze ermitteln, falls derselbe nicht bekannt sein sollte, anderseits hat man die Lichtmenge festzustellen, welche die betreffenden Plätze aufnehmen können.

Welchen Nutzen die Blumenpflege im Zimmer aus den photometrischen Prüfungen ziehen könnte, soll nunmehr erörtert werden.

Dieser Gegenstand ist nicht ohne Interesse, denn die Blumenpflege in Wohnräumen und anderen abgeschlossenen Gebäudeteilen kommt immer mehr und mehr in Aufnahme. Hierüber sind in neuester Zeit besondere Werke geschrieben worden, welche einen weiten, aufmerksamen Leserkreis gefunden haben, so z. B. Rob. Peters »Erfolgreiche Zimmergärtnerei« (1905).

Dieses Werk bietet reiche Belehrung über die Pflege der Blumen an Fenstern, in Korridoren und in Wohnräumen. In dem ersten Abschnitte (»Grundregeln«) und in dem darauffolgenden (»Ratschläge«) wird in klar zusammenfassender Darstellung vorgetragen, was ein erfahrener Gärtner über Zimmerblumenpflege zu sagen weiß; dem Einfluß des Lichtes, der Beziehung der Lichtstärke zum Gedeihen der Gewächse wird aber kein Kapitel gewidmet und auch sonst findet die Bedeutung des Lichtes für die Kultur der Blumen im Zimmer keine Erwähnung. Erst der spezielle Teil enthält manche gute Bemerkung, daß z. B. *Agapanthus umbellatus* im Schatten nicht blüht, *Amaryllis formosissima* und andere Spezies dieser Gattung am Südfenster, *Hepatica triloba* im kühlen Schatten zu ziehen sind, daß man bei Kultur der Calceolarien die Einwirkung der direkten Sonnenstrahlung (»Prallsonne«) zu vermeiden habe und ähnliches mehr. Im übrigen gewinnt man den Eindruck, als wenn, abgesehen von den bekannten Sonnenpflanzen, die meisten Gewächse die gleichen Ansprüche an das Licht machen würden. Im Vergleiche zu anderen ähnlichen Büchern berücksichtigt das Petersse Werk die Beleuchtung noch am meisten.

Es scheint nunmehr aber an der Zeit, die Lichtverhältnisse der Wohnräume mit Rücksicht auf die Pflanzenkulturen genauer zu studieren, denn gerade die ungenügende oder unzweckmäßige Beleuchtung der Zimmergewächse ist die Hauptursache ihres geringen Gedeihens.

Wie rasch die Lichtintensität in einem Zimmer vom Fenster gegen das Innere abnimmt, ist durch den Augenschein gar nicht zu erkennen, läßt sich aber nach meiner Methode sehr leicht feststellen. Um das raschere Sinken der Lichtstärke in den Wohnungen vom Fenster ab zu veranschaulichen, bringe ich folgendes Beispiel. In einem im vierten Stockwerk gelegenen einfenstrigen Zimmer eines Hauses, welchem in der Entfernung von 17 m ein gleichfalls vierstöckiges Haus gegenüberstand, betrug an dem hohen breiten Doppelfenster die Lichtintensität nur den fünften Teil des gesamten Tageslichtes. Setze ich die an dem Fenster herrschende Lichtintensität gleich eins, so betrug in dem genannten Zimmer die Lichtstärke in einer Entfernung von 3 m nur $\frac{1}{5}$, in einer Entfernung von 6 m

sogar nur $\frac{1}{42}$ oder $\frac{1}{210}$ des gesamten Tageslichtes. Knapp am Fenster war ein großes Stück des Himmelsgewölbes zu sehen, in einer Entfernung von 3 m aber bloß ein schmaler Streifen und in einer Entfernung von 6 m war vom Himmel gar nichts mehr zu sehen und es gelangte nur mehr das reflektierte Licht des Daches und der Mauer des gegenüberliegenden Hauses zur Wirkung. Dies erklärt auch das rasche Absinken der Lichtintensität. Der oben genannte 210. Teil des gesamten Himmelslichtes ist nun selbst im Hochsommer schon so schwach, daß fast alle in solchem Lichte gehaltenen »Blumen« den etiolierten Charakter annehmen. In einem solchen Lichte können nur Gewächse von sehr niederem Lichtgenuß (*Aspidistra*, *Selaginella* u. dgl.) ihren normalen Charakter einigermaßen behalten. Man sollte aber den Lichtgenuß unserer kultivierten »Blumen« bestimmen, und eine Lichtvermessung in den Wohnräumen vornehmen, in welchen man Gewächse anbringen will, um zu wissen, welche Arten in diesen Räumen mit Aussicht auf Erfolg kultiviert werden können.

Wie verschieden sich aber die Pflanzen bei verschiedener Beleuchtung verhalten, möge aus folgenden typischen Beispielen ersehen werden. *Sempervivum*-, *Echeveria*-, *Aconium*-Arten beginnen schon ihren Habitus zu ändern, wenn sie im Frühling bis Spätsommer nur den 15.—30. Teil des gesamten Tageslichtes empfangen. *Reseda odorata* zeigt schon sehr auffälliges Etiolement, wenn in der genannten Zeit das Licht auf $\frac{1}{90}$—$\frac{1}{100}$ reduziert ist. Bei so schwachem Lichte blüht die Pflanze nicht mehr. Ja schon bei Kultur in reinem diffusen Lichte, bei welchem sie nur $\frac{1}{4}$—$\frac{1}{8}$ des gesamten Tageslichtes empfing, blüht die Pflanze nur mehr sehr spärlich, während *Ipomoea purpurea* (Windling), *Impatiens Balsamina* (Gartenbalsamine) und *Tropaeolum majus* reichlich Blüten und später reichlich keimfähige Samen hervorbrachten. Hingegen bleiben gut entwickelte Stöcke der bei uns als Topfpflanzen in Zimmerkultur so häufig gezogenen *Aspidistra elatior* noch bei $\frac{1}{800}$ des Gesamtlichtes lange unverändert, obgleich die neu entstehenden Blätter nicht mehr die normale grüne Farbe annehmen. In voller Dunkelheit erhalten sich die Blätter dieser Pflanze nicht so lange grün und die neuen Blätter kommen völlig etioliert und deshalb gelbgefärbt hervor.

Im Winter ist die Lichtstärke in Wohnräumen außerordentlich gering. In dieser Zeit kann man annuelle Pflanzen über die ersten Keimungsstadien nicht hinaus bringen und nur staudenartige oder Holzgewächse können in dieser Zeit in Wohnräumen ihr Dasein fristen, wie in früheren Abschnitten auseinandergesetzt wurde.

Es ist noch auf ein anderes Moment im Charakter der Zimmerbeleuchtung Rücksicht zu nehmen, welches bei der Zimmerkultur

wohl zu beachten ist. Wie früher gezeigt wurde, ist das sog. Sonnenlicht ein gemischtes Licht, welches zum Teil aus parallel-strahligem direktem Sonnenlichte, zum Teil aus diffusem Tageslicht besteht, dessen Strahlen untereinander nicht parallel sind, sondern von unendlich vielen Richtungen kommen. Wo nun die Sonne hinstrahlt, ist das direkte Sonnenlicht von stets gleicher Intensität. Es sind also die Blumen im Zimmer, was die Einwirkung des direkten Sonnenlichtes anbelangt, ebenso stark wie im Freien beleuchtet. Wenn man aber das gesamte Tageslicht mit dem in das Zimmer einstrahlenden Gesamtlicht vergleicht, so findet man letzteres sehr klein, weil nur etwa so viel diffuses Licht dem Zimmer zugute kommt, als von dem Himmelsstücke ausgeht, welches in das Zimmer hineinschaut. Etwas zerstreutes Licht ist bei Tage in jedem Wohnraum vorhanden, wie außerordentlich schwach ein solches Licht ist, wird aus dem früher vorgeführten Beispiel deutlich geworden sein. Trotz des Eindringens des Sonnenlichtes fehlt es in einem solchen Zimmer an diffusem Licht, welches für die Mehrzahl der Pflanzen wichtiger ist als das direkte Sonnenlicht. Das in das Zimmer einstrahlende direkte Sonnenlicht ist aber eher schädlich als nützlich. Nützlich höchstens bei niederem Sonnenstand, also morgens und nachmittags; schädlich aber bei höheren Sonnenständen, und zwar aus folgendem Grunde. Wie schon bemerkt, ist die Intensität des direkten Sonnenlichtes bei gleichem Sonnenstande immer die gleiche, ob eine im Freiland stehende oder eine im Zimmer sich befindende Pflanze von der Sonne bestrahlt wird. Aber im Freien strahlt ein Blatt desto mehr Wärme aus, je größer das Himmelsstück ist, dem es sich gegenüber befindet. Nun ist es klar, daß ein im Zimmer befindliches Blatt unter sonst gleichen Umständen viel weniger Wärme ausstrahlen wird. Die Folge davon ist eine relativ starke Erwärmung des Laubes der im Zimmer befindlichen, von der Sonne bestrahlten Pflanze. Diese Erwärmung kann so weit gehen, daß die bestrahlte Pflanze leidet; sie »verbrennt« wie man sich auszudrücken pflegt.

Man sieht aus diesen wenigen Bemerkungen, wie notwendig es ist, die Lichtverhältnisse von Räumen, in welchen Pflanzen kultiviert werden, kennen zu lernen, wenn man ein richtiges Urteil über die Lebensbedingungen gewinnen will, welchen die Pflanzen daselbst ausgesetzt sind.

Immer schiebt man das schlechte Gedeihen der Zimmerpflanzen auf allzu trockene oder auf die »verdorbene« Luft geschlossener Räume. Die Zimmerluft bringt in der Tat manche schädigende Wirkung hervor; allein die Hauptsache des häufig nicht guten Fortkommens der im Zimmer gezogenen Gewächse sind die ganz

unnatürlichen Beleuchtungsverhältnisse, unter welchen sie sich in geschlossenen Räumen befinden.

Man wird nunmehr wohl einsehen, wie zweckmäßig es wäre, die Lichtverhältnisse der abgeschlossenen Räume, in welchen Pflanzen gezogen werden, kennen zu lernen, aber auch, wie erwünscht es wäre, über den Lichtgenuß der betreffenden Pflanzen Gewißheit zu haben. Leider ist bisher der Lichtgenuß nur von wenigen Zimmerkulturgewächsen bekannt. Mögen die vorgebrachten Bemerkungen zu Untersuchungen nach dieser Richtung Anregung geben.

Was nun die Lichtmessungen in Gewächshäusern anlangt, so muß hier zunächst auf den wichtigen Umstand die Aufmerksamkeit gelenkt werden, daß das Glas, durch welches das Licht zu den daselbst kultivierten Pflanzen gelangt, einen großen Teil des auffallenden Lichtes absorbiert. Während schwach brechbare Strahlen, insbesondere die dunklen Wärmestrahlen nur wenig geschwächt das Glas passieren, werden sog. chemische, genauer gesagt, die stark brechbaren Strahlen, nämlich die blauen, violetten und ultravioletten, in hohem Grade zurückgehalten. Diese Strahlen spielen aber eine Hauptrolle beim Gestaltungsprozesse der Pflanzenorgane und bei der Annahme der Stellungen, welche die letzteren zum Lichte einnehmen. Man wird deshalb bei der Beurteilung der Lichtverhältnisse der Gewächshäuser auf den Verlust an sog. chemischem Licht besonders Rücksicht zu nehmen haben.

Es kann dies in ausreichendem Maße geschehen, wenn man sich unserer Methode bedient, nämlich die Lichtmessung mit Chlorsilberpapier (Bunsen-Papier) vornimmt; dieses gibt ja gerade die Intensität der chemischen Strahlen an. Nur wird man aus den Angaben nicht direkt auf die Stärke des Gesamtlichtes schließen dürfen, weil hier grobe Fehler unterlaufen könnten. Wollte man approximativ die Lichtstärke des Gewächshauses mit jener des Tageslichtes vergleichen, so könnte man sich mit Vorteil der Rhodamin-B-Papiere bedienen (s. oben S. 26, 28, 87).

Es genügt aber, für die Beurteilung der Lichtverhältnisse der Gewächshäuser das Chlorsilberpapier anzuwenden. Die nachfolgend mitgeteilten Bestimmungen beziehen sich durchweg auf mit diesem ausgeführte Lichtmessungen.

Daß eine Lichtvermessung in Gewächshäusern dem rationellen Kultivateur wichtige Anhaltspunkte geben könnte, welche Pflanzen und mit welchem Erfolg er dieselben daselbst zu erziehen imstande sein würde, liegt nunmehr wohl auf der Hand. Aber über die Beleuchtungsverhältnisse der Gewächshäuser sind bisher keine Unter-

suchungen angestellt worden[1]) und gerade in diesen so wichtigen Kulturräumen, in welchen Pflanzen ganz anderer Klimate gezogen werden, wäre doch auf die Lichtverhältnisse besonders zu achten. Die Hantierungen mit den Beschattungsvorrichtungen erfolgen ziemlich mechanisch, stets nur nach dem so täuschenden Augenschein und haben wohl den Vorteil, allzu grellem Sonnenschein abzuwehren, ohne aber die Lichtstärke rationell zu regulieren.

Sehr viele unserer Gewächshauspflanzen unterliegen zur Winterzeit (besonders von Mitte November bis Mitte Februar) einem mehr oder minder starken Etiolement, welches allerdings mehr in der Form als in der Farbe der Organe zum Ausdruck kommt. Es wird einer aufmerksamen Beobachtung nicht entgehen, daß die Lichtarmut solcher Glashäuser die Ursache dieser Erscheinung bildet. Die Warmhauspflanzen stammen aus tropischen Gegenden und sind im allgemeinen nicht auf die niederen Lichtstärken unserer Wintertage eingerichtet. Die Mittagsintensität des Lichtes beträgt häufig bei uns im Winter nur den 20. Teil der zur Sommerzeit eintretenden. Es kann aber bei uns im Winter zu Mittag eine Lichtstärke herrschen, welche unter dem 200. Teile der sommerlichen Intensität zu liegen kommt. Wenn nun im Durchschnitt das volle Tageslicht zur Winterszeit nicht ausreicht oder für viele Warmhauspflanzen nur sehr knapp bemessen ist, so ist zu bemerken, daß die Bauart unserer Gewächshäuser vom Tageslichte noch einen beträchtlichen Teil wegnimmt. In viele Gewächshäuser tritt im Durchschnitt nur $\frac{1}{5}$—$\frac{1}{6}$ des Tageslichtes ein; aber ich habe in vielen, sehr hell erscheinenden Gewächshäusern das Tageslicht auf $\frac{1}{10}$ reduziert gefunden, von schlecht gebauten und schlecht situierten nicht zu sprechen, welche noch ungünstigere Lichtverhältnisse darbieten.

Da die mittleren Tageslichtsummen bei uns im Dezember und Januar nur etwa dem 18. Teil der auf den hellsten Monat des Jahres (Juli) fallenden Lichtsummen entsprechen, so ist ersichtlich, daß in den besser konstruierten Gewächshäusern in den genannten Wintermonaten den dort befindlichen Gewächsen eine Lichtsumme zufließt, die beiläufig nur dem 100. Teil jener Lichtmenge entspricht, welche frei exponierte Gewächse im Hochsommer empfangen. Selbstverständlich fällt die im Winter herrschende mittlere Lichtstärke noch kleiner aus, wenn sie mit der in den Tropen herrschenden in Vergleich gesetzt wird.

Diese Daten mahnen eindringlich, die Gewächshäuser so lichtreich als möglich zu gestalten und namentlich dem relativ lichtstarken

---

[1]) Einige orientierende Daten über Lichtvermessung in Gewächshäusern brachte ich in meinen »Photometrischen Untersuchungen auf pflanzenphysiol. Gebiete« I. (1893).

Oberlicht möglichsten Spielraum zu gestatten. Als Ziel des Gewächshausbaues muß festgehalten werden, das lichtabhaltende Konstruktionsmaterial auf ein Minimum zu reduzieren oder gänzlich auszuschließen.

Die Einrichtungen unserer Gewächshäuser haben, namentlich mit Rücksicht auf die tropischen Pflanzen, hauptsächlich die Aufgabe, den Pflanzen über den Winter hinüberzuhelfen. Denn wenn auch viele der Tropengewächse und auch solche, die wir in Häusern kultivieren, in den Heimatländern Schattengewächse sind, so bieten ihnen der hohe Sonnenstand und die durch das ganze Jahr hindurch gehende gleiche Tageslänge selbst an schattigen Orten ihrer Heimat eine Lichtstärke dar, welche im Vergleiche zu dem in unseren Gewächshäusern herrschenden Winterlicht sehr stark ist. Hingegen wird zur Sommerszeit selbst in minder gut konstruierten Gewächshäusern die zum Gedeihen der Tropengewächse erforderliche Lichtstärke nicht zu gering sein.

Zusammenstellung der in diesem Werke zitierten Literatur.

A. Zum theoretischen Teile (Abschnitt I—X).

Andresen, M., Zur Aktinometrie der Sonne. Photograph. Korrespondenz. Wien 1898.

Baxendell, s. Roscoe und Baxendell.

Bitter, G., Über die Variabilität einiger Laubflechten und über den Einfluß äußerer Bedingungen auf ihr Wachstum. Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. 39 (1901).

Brown, Horace, and Escombe, Adress to the chemical section of the British Association for the advancement of science. Dover 1899.

Bunsen und Roscoe, Photochemische Untersuchungen. VI. Abhandlung, Meteorolog. Lichtmessungen. Poggendorffs Annalen Bd. 117 (1862). S. auch l. c. Bd. 96, 100, 101 und 108.

Clausius, Meteorologische Optik 1850.

Eder, J. M., Ausführliches Handbuch der Photographie. Halle a. S. 1892.

Eder und Valenta, Beiträge zur Photochemie u. Spektralanalyse. K. K. Graph. Lehr- und Versuchs-Anstalt. Wien 1904.

Elster und Geitel, Beobachtungen betreffend die Absorption des ultravioletten Sonnenlichtes in der Atmosphäre. Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissenschaften in Wien, Bd. 101 (1892).

Engelmann, Th. W., Farbe und Assimilation. Botanische Zeitung (1883).

Escombe, s. Brown und Escombe.

Frank, B., Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. der Deutsch. Bot. Gesellschaft Bd. III (1885) S. 128ff.

—— Lehrbuch der Botanik. 2 Bde. Leipzig 1892—93.

Geitel, s. Elster und Geitel.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898.

Haberlandt, G., Untersuchungen über die Winterfärbung ausdauernder Blätter. (Arbeiten des pflanzenphysiol. Institutes der Wiener Universität VII.) Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften. Bd. 77 (1876).

Hann, Jul., Handbuch der Klimatologie. Stuttgart 1897.

—— Lehrbuch der Meteorologie. Leipzig 1901.

Hartig, Th., Photometrisches. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 1877. Januarheft.

Hempel und Wilhelm, Die Bäume und Sträucher des Waldes in botanischer und forstwirtschaftlicher Beziehung. Wien und Olmütz 1889.

Hesselman, Henrik, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens der schwedischen Laubwiesen. Eine physiologisch-biologische Studie. Mit 5 Tafeln und 29 Figuren im Texte. Beihefte zum Botan. Zentralblatt Bd. XVII. Jena (1904).

Höhnel, F. v., Über den Ablösungsvorgang der Zweige einiger Holzgewächse und seine anatomischen Ursachen. Mitteilungen des forstl. Versuchswesens in Österreich. Bd. I, H. 3 (1878).

—— Weitere Untersuchungen über den Ablösungsvorgang von verholzten Zweigen. Ebendaselbst. Bd. II, H. 2 (1879).

Jönsson, B., Färgbestämningar för klorofyllet hos skilda växtformer. (Farbenbestimmungen des Chlorophylls bei verschiedenen Pflanzenformen.) Bihang till k. svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar. Bd. XXVIII Nr. 8. 1 Tafel 30 Seiten. Stockholm 1902.

Jost, L., Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 27 (1895).

Kamiensky, Die Vegetationsorgane der Monotropa hypopitys L. Botan. Zeitung 1881 (auch Mémoires de la société des sc. natur. Cherbourg).

Kerner, A., Pflanzenleben. Leipzig 1891.

Kißling, Beiträge zur Kenntnis des Einflusses der chemischen Lichtintensität auf die Vegetation. Halle 1895.
Klebs, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
—— Über künstliche Metamorphose. Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Halle Bd. XXV (1906).
Kreusler, W., Eine Methode für fortlaufende Messungen des Tageslichtes und über deren Anwendbarkeit für pflanzenphysiologische Untersuchungen. Landwirtschaftliche Jahrbücher Bd. II (1878).
Linsbauer, L., Untersuchungen über die Durchleuchtung von Laubblättern. Botan. Zentralblatt. Beihefte Bd. X 1901.
—— Photometrische Untersuchungen über Beleuchtungsverhältnisse im Wasser. Ein Beitrag zur Hydrobiologie. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. 114 (1905).
Loew, Oscar, Zur Theorie der blütenbildenden Stoffe. Flora Bd. 94 (1905) S. 124—128.
—— Stickstoffentziehung und Blütenbildung. Flora, 95. Ergänz.-Bd. (1905) S. 324—326.
Müller, N. J. C., Botanische Untersuchungen. Heidelberg 1877.
Nagamatz, A. (aus Tokio), Beiträge zur Kenntnis der Chlorophyllfunktion. Arbeiten des Botan. Institutes zu Würzburg. Bd. III (1888).
Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig 1897—1904.
Roscoe und Baxendell, Über die relativen chemischen Intensitäten des direkten und zerstreuten Sonnenlichtes. Poggendorffs Ann. Bd. 204 (1866).
Roscoe and Thorpe, On the Relation between the Sun's Altitude and the Chemical Intensity of Total Daylight in a Cloudless Sky. Philosophical Transactions Vol. 160 (1870).
Roscoe, s. auch Bunsen und Roscoe.
Sachs, J., Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeiten des Botan. Institutes in Würzburg. Bd. II (1882).
Saussure, Th. de, Recherches chimiques sur la végétation. Paris 1804.
Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena (1898).
Schramm, W., Über die Verteilung des Lichtes in der Atmosphäre. Inauguraldissertation. Kiel 1901.
Stahl, E., Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschrift XVI (1883).
—— Über den Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. XXXIV S. 539—668.
—— Laubfarbe und Himmelslicht. Naturwissenschaftliche Wochenschrift. Bd. V (Neue Folge) Nr. 19 (1906).
Stelling, Photochemische Beobachtungen der Intensität des gesamten Tageslichtes
Thorpe, s. Roscoe und Thorpe.
in St. Petersburg. Repertorium für Meteorologie. T. VI. St. Petersburg 1878.
Timirjazeff, The Cosmical function of the green Plant. Proceedings of the Royal Society. Vol. 72 (1903); auch in früheren daselbst zitierten Abhandlungen.
Valenta, s. Eder und Valenta.
Vöchting, Über die Abhängigkeit des Laubblattes von der Assimilationstätigkeit. Botan. Zeitung 1891.
—— Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. für wiss. Botanik XXV (1893).
Weber, Leonhard, Resultate der Taglichtmessungen in Kiel 1890—92. Schriften des naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein. Bd. X (1893).
Weinzierl, Th. v., Alpine Futterbauversuche. Bericht über die im alpinen Versuchsgarten auf der Sandlingalpe durchgeführten wissenschaftlich-praktischen Untersuchungen in den Jahren 1890—1900. Wien 1902.
Wiener, Chr., Über die Helligkeit des klaren Himmels und die Beleuchtung durch Sonne, Himmel und Rückstrahlung. Abh. d. kaiserl. Leop. Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher. Bd. 73 (1900).
—— Über einige im laufenden Winter beobachtete Vegetationserscheinungen. Öster. Botan. Zeitschrift XXIII. (1873), S. 41ff.

Wiesner, Untersuchungen über die Beziehungen des Lichtes zum Chlorophyll. Sitzungsber. der Wiener Akademie der Wissenschaften. Bd. 69 (1874).
—— Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze. Festschrift. Wien (1876).
—— Über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanze. Sitzungsber. der Wiener Akad. der Wissenschaften. Bd. 74 (1877).
—— Die Entstehung des Chorophylls. Wien 1877, A. Hölder.
—— Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Erster Teil. Denkschriften der Wiener Akademie der Wissenschaften. Bd. 39 (1878). Zweiter Teil ebenda, Bd. 43 (1880).
—— Photom. Unters. auf pflanzenphysiol. Gebiete.
I. Orientierende Versuche über den Einfluß der sog. chemischen Lichtintensität auf den Gestaltungsprozeß der Pflanzenorgane. Sitzungsber. der Wiener Akad. d. Wissenschaften. Bd. 102 (1893).
II. Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Kairo und Buitenzorg. Ebenda Bd. 104 (1895).
III. Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen im arktischen Gebiete. Ebenda Bd. 109 (1900).
IV. Über den Einfluß des Sonnen- und des diffusen Tageslichtes auf die Laubentwicklung sommergrüner Holzgewächse. Ebenda Bd. 113 (1904).
V. Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen im Yellowstonegebiet und in anderen Gegenden Nordamerikas. Ebenda Bd. 114 (1905).
—— Untersuchungen über das photochemische Klima.
I. Unters. ü. d. ph. Kl. von Wien, Kairo und Buitenzorg (Java). Unter Mitwirkung von W. Figdor, F. Krasser und L. Linsbauer. Denkschriften der kaiserl. Akad. der Wissenschaften in Wien. Bd. 44 (1896).
II. Unters. ü. d. ph. Kl. im arktischen Gebiete. Ebenda Bd. 67 (1898).
III. Unters. ü. d. ph. Kl. des Yellowstonegebietes. Unter Mitwirkung von L. v. Portheim. Ebenda Bd. 80 (1906).
—— Pflanzenphysiol. Mitteilungen aus Buitenzorg. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften.
I. Beobachtungen über die Lichtlage der Blätter trop. Gewächse. Bd. 103 (1894).
II. Beobachtungen über Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls tropischer Gewächse. Ebenda.
III. Über den vorherrschend ombrophilen Charakter des Laubes der Tropengewächse. Ebenda.
—— Untersuchungen über den Einfluß der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. I. Abth. Die Anisomorphie der Pflanze. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften. Bd. 101 (1892).
—— Über ombrophile und ombrophobe Pflanzenorgane. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften. Bd. 102 (1893).
—— Über Trophien nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. XIII, S. 481 (1895).
—— Der Lichtwuchs der Holzgewächse. Zentralbl. f. d. gesamte Forstw. Wien 1897.
—— Über Heliotropismus hervorgerufen durch diffuses Tageslicht. Berichte der Deutschen Bot. Gesellschaft. Bd. XVI (1898).
—— Influence de la lumière solaire diffuse sur le développement des plantes. Compt. rend. (1898).
—— Über die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. Biolog. Zentralblatt XIX S. 1ff. (1899).
—— Über die Beziehung der Stellungsverhältnisse der Laubblätter zur Beleuchtung. Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. XX (1902) Generalvers.-Heft.
—— Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitzungsber. der kais. Akademie der Wissensch. in Wien. Bd. 111. Abt. I (1902).
—— Biologie der Pflanzen. 2. Aufl. Wien (1902).
—— Zur Biologie der Blattstellung. Biologisches Zentralblatt. Bd. XXIII (1903).

Wiesner, Ontogenetisch-phylogenetische Parallelerscheinungen. Verhandlungen der k. k. zool. bot. Gesellschaft in Wien 1903.
—— Über korrelative Transpiration mit Hauptrücksicht auf Anisophyllie und Phototrophie. Sitzungsber. der Wiener Akademie der Wissenschaften. Bd. 114 (1905).
—— Sur l'adaption de la plante à l'intensité de la lumière. Compt. rend. 1904.
—— Jan Ingen-Housz, sein Leben und Wirken als Naturforscher und Arzt. Unter Mitwirkung von Th. Escherich, E. Mach, R. v. Töply und R. Wegscheider. Wien 1905. Carl Konegen.
—— Anatomie und Physiologie der Pflanze. 5. Aufl. Wien 1906.
—— Über Laubfall infolge Sinkens des absoluten Lichtgenusses. Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. 22 (1904).
—— Über den Treiblaubfall und über Ombrophilie immergrüner Holzgewächse. Ebenda.
—— Über den Hitzelaubfall. Ebenda.
—— Über Frostlaubfall nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blattablösung. Ebenda Bd. 23 (1905).
—— Die biologische Bedeutung des Laubfalls. Ebenda.
—— Zur Laubblattfrage. Bemerkungen zu H. Dinglers »Versuche und Gedanken zum herbstlichen Laubfall. Ebenda Bd. 24 (1906).
Zukal, Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten III. Abt. Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch. in Wien. Bd. 105 (1896) S. 197ff.

B. Zum praktischen Teile (Abschnitt XI).

Aderhold, »Über die Wirkungsweise der sogenannten Bordeauxbrühe«. Bakteriologisches Zentralblatt II. Abt. Bd. V. 1899.
Cieslar, Dr. Adolf, Einiges über die Rolle des Lichtes im Walde. Mit 4 Textfiguren 105 S. IV. Mitteilungen des forstlichen Versuchswesens Österreichs. XXX. Heft. Wien, W. Frick 1904.
Ewert, Dr., »Der wechselseitige Einfluß des Lichtes und der Kupferkalkbrühen auf den Stoffwechsel der Pflanze«. Mit 3 Tafeln. Landwirtschaftliche Jahrbücher 1905, S. 233—310. Berlin, P. Parey.
—— Weitere Untersuchungen über die physiologische Wirkung der Kupferkalkbrühe auf die Pflanze. Ber. der Deutschen Bot. Gesellschaft. XXIII (1905) S. 480.
Frank und Krüger, »Über den direkten Einfluß der Kupferkalkbrühe auf die Kartoffelpflanze«. Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftsgesellschaft 1894. Heft 2.
Hartig, Th., Photometrisches. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung (1877).
Krüger, s. Frank und Krüger.
Lévy, A., De l'influence de la lumière à la maturation des raisins. Ann. agron. VII (1881).
Linsbauer, L., Bemerkungen üb. d. Lichtgenuß der Weinrebe. »Die Weinlaube« XXXVIII (1906).
Peters, Robert, Erfolgreiche Zimmergärtnerei. Berlin 1905.
Schander, R., »Über die physiologische Wirkung der Kupfervitriolkalkbrühe«. Inaug.-Dissert. Berlin 1904. Landwirtsch. Jahrbücher, Berlin 1904.
Stebler, F. G. und Volkart, A., Der Einfluß der Beschattung auf den Rasen. (Beiträge zur Kenntnis der Matten und Wiesen der Schweiz XV.) Landw. Jahrb. d. Schweiz 1904.
Strakosch, S., Über d. Einfluß d. Sonnen- und d. diffusen Tageslichtes auf d. Entwicklung v. *Beta vulgaris*. Öst.-ung. Zeitschr. f. Zuckerindustrie (1906).
Tubeuf, Freiherr v., Forstlich-naturwissenschaftliche Zeitschrift. 1897 S. 180ff.
Volkart, s. Stebler und Volkart.
Weinzierl, Th. v., Alpine Futterbauversuche. Wien 1902. Zugleich Bericht über die im alpinen Versuchsgarten auf der Sandlingalpe durchgeführten wissenschaftlich-praktischen Untersuchungen in den Jahren 1890—1900.
Wiesner, Photom. Unters. auf pflanzenphysiol. Gebiete I (s. oben S. 315).
—— Der Lichtwuchs der Holzgewächse. Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen. Wien 1897.
—— Blumenpflege im Zimmer, »Zeit« Morgenblatt vom 31. Januar 1907.

Sachregister[1]).

Absprünge 152.
Akklimatisationsrassen 292.
Akropetaler Asttod 85, 219.
Anisomorphie 2.
Annuelle 67, 71, 256.
Anomales Lichtgenußminimum 179, 255.
Aphotometrische Blätter 72.
Ausschütten des Laubes 158, 159.

Baumschnitt 289, 290.
Beschattung der Pflanzen 99.
Beschattungskoeffizient 281.
Bienne 68, 71.
Blattstellung 7, 90.
Blühfähige Pflanzen 255, 259.
Blumenkultur 305.
Bunsenpapiere 25.

Chlorsilberpapier 25.
Chronograph 14.

Diffuses Licht 35, 243.

Einserton 12.
Ephemere 68, 71.
Epitrophe Verzweigung 77, 149, 289.
Etiolement 5, 260.
Euphotometrische Blätter 43, 72, 85, 134.

Fixe Lichtlage der Blätter 9, 72, 76.
Frostlaubfall 206.
Frühlingslaubfall 208, 267.

Gewächshäuser 3, 4, 310.

Handinsolator 14.
Heliograph 61.
Herbstlicher Laubfall 205.
Himmelsbedeckung 36.
Himmelslicht 35.
Hitzelaubfall 110, 207, 210.
Hygrophile 298.
Hypotrophe Verzweigung 150.

Immergrüne Holzgewächse 80.

Jahresperiode des Lichtgenusses 142.

Kaliumbichromatpapier 26.
Kaliummonochromatpapier 26.
Kalte Absorptionsbänder 66.
Kohlensäureassimilation 242, 247, 265.
Korrelative Transpiration 85.

Lastkrümmungen 102.
Lefrancsche Farben 17.
Lianen 140.
Lichtflechten 121.
Lichtklima 34.
Lichtraumnutzung 7.
Lichtsummen 21, 114.

Maximale Lichtfläche 97.
Mykotrophe Pflanzen 215.

Normalpapier 11, 28, 87.
Normalschwärze 11.
Normalton 11.

Oberlichtbäume 96.
Ökologisches Lichtoptimum 253.
Ökologisches Optimum 252.
Oligophotometrische Blätter 74, 114, 117.
Ombrophilie 260.
Ombrophobie 260.
Ontogenetisch-phylogenetische Parallelerscheinungen 95.

Panphotometrische Blätter 73.
Partielle Sympodien 152.
Pendelphotometer 13.
Photoepitrophie 289.
Photolepsie 5.
Photometrische Blätter 72, 84, 133.
Pseudophotometrische Blätter 127.
Pyramidenbäume 107.

Radde sche Farbenskala 13, 221.
Reinchlorophyllösungen 249.
Rhodaminpapier 26, 28, 87, 310.
Rohchlorophyllösungen 249.

Schattenbäume 160.
Schattenflechten 121.
Schattengräser 124.
Schattenpflanzen 136.
Schattenrüben 303, 304.
Schichtkronige Bäume 95.
Schwarzföhrendurchforstung 282.
Senebiersche Glocken 246.
Skalentöne 13, 17.
Sommergrüne Holzgewächse 67, 70, 80.
Sommerlaubfall 207, 208.
Sonnenbedeckung 36.
Sonnenbilder 36.
Sonnenlicht, gemischtes 35.
Sonnenrüben 303, 304.
Sonnenschein 35.
Sonnenscheinautograph 61.
Spaltkronige Bäume 95.
Sympodiale Sproßbildung 152.

Tagesperiode des Lichtgenusses 142.
Talbotsche Papiere 9.
Transpiration 248.
Treiblaubfall 205.
Trophieen 102.

Überbeleuchtung 253.
Unterbeleuchtung 253.

Verschleierung 99.
Vorderlichtbäume 96, 108.

Wärmeausstrahlung 211, 308.
Wärmeklima 34.
Webers Photometer 28.
Windschutz 288.
Windwirkung 288.
Wurzelpilze 214, 272.
Wurzelsymbiose 214.

Xerophile 298.
Xerophyten 114.

Zweigordnungen 146.
Zweigordnungszahlen 145.
Zweigreduktion 145, 218.
Zypressenform der Bäume 107.

[1]) Die der Inhaltsübersicht zu entnehmenden Schlagworte wurden in diesem Sachregister weggelassen.

Register der Pflanzennamen.

Abies pectinata DC. 145, 223.
Acacia planifrons Wight g. Arn. 96.
Acer campestre L. 78, 151, 153, 216, 227, 287, 302.
Acer dasycarpum Ehrh. 139, 157, 199, 209.
Acer glabrum Tor. 157.
Acer Negundo L. 153, 216, 287.
Acer platanoides L. 153, 156, 173, 188, 216, 238, 255, 257, 265, 287.
Acer pseudoplatanus L. 87, 156, 287.
Achillea millefolium L. 134, 293.
Acrostichum spicatum L. 137.
Aegopodium podagraria L. 295.
Aesculus flava Ait. 232.
Aesculus hippocastanum L. 147, 153, 172, 208, 216, 232.
Agapanthus umbellatus Hér. 307.
Agave americana L. 226.
Agropyrum caninum Pal. 291.
Agropyrum desertorum Schult. 292.
Agrostis alba L. 295, 298.
Agrostis vulgaris With. 295.
Agrostophyllum javanicum Bl. 136.
Ailanthus glandulosa L. 147, 153, 173, 216, 227, 287.
Ajuga reptans L. 178, 294.
Albizzia Lebbek Benth. 162.
Albizzia moluccana Miq. 160.
Alchemilla alpina L. 294.
Alchemilla vulgaris L. 295.
Alectorolophus minor W. et G. 293.
Allium ursinum L. 295.
Alnus incana L. 156.
Alopecurus pratensis L. 294.
Amaryllis formosissima L. 307.
Ambrosia artemisiaefolia L. 135.
Amherstia nobilis Wall. 159.
Amorpha fruticosa L. 80, 82.
Amygdalus communis L. 268.
Anemone nemorosa L. 129, 190, 294.
Antennaria dioica Gärtn. 299.
Anthemis melampodina Del. 113.
Anthoxanthum odoratum L. 293, 297, 298.
Anthriscus silvestris Hoffm. 294.
Anthyllis vulneraria L. 293, 298.
Aquilegia vulgaris L. 294.
Araucaria excelsa Don. 158.
Artemisia gnaphalodes Nutt. 196.
Artemisia tridentata Nutt. 196.
Asarum europaeum L. 176.
Aspidistra elatior Bl. 111, 176, 308.
Asplenium Nidus L. 138, 182.
Aster conspicuus Lindl. 135.
Aster leukanthemifolia Green 135.
Aster meritus Aven Nelson 135.
Aster multiflorum Ait. 135.
Aucuba japonica Thunb. 98.
Avena flavescens L. 297.
Avena pubescens Huds. 291, 292.

Bacidia compacta (Körb.) 121.
Barkhausia taraxacifolia DC. 293.
Begonia vitifolia Schott. 78.
Bellidiastrum Michelii Cass. 294, 299.
Bellis perennis L. 5, 128, 184, 294.
Beta vulgaris L. 303.
Betula alba L. 216.
Betula nana L. 114, 155, 184, 185, 204.
Betula occidentalis Hook. 157, 212.
Betula pubescens Ehrh. 147, 153, 154, 184.
Betula verrucosa Ehrh. 147, 155, 184, 189, 210, 216, 228.
Biatorina prasina Fr. 121.
Bifora radians Bieb. 170.
Boehmeria polystachya Wedd. 78, 294, 298.
Brassica nigra Koch. 170.
Briza media L. 293, 298.
Bromus erectus Huds. 295, 298.
Bromus mollis L. 295.
Bromus sterilis L. 294, 296.
Bryum argenteum L. 162.
Buxus sempervirens L. 153, 216, 233, 249.

Calligonum comosum L'Herit. 113.
Calluna vulgaris Salisb. 164, 217, 295.
Callopisma ferrugineum Th. Fr. 121.
Caltha palustris L. 295.
Campanula glomerata L. 294.
Campanula patula L. 294.
Campanula rotundifolia L. 294.
Capsella Bursa pastoris Moench 130.
Caragana arborescens Lam. 147.
Cardamine pratensis L. 294.
Cardamine silvatica Link 170.
Cardamine trifoliata L. 132.
Cardaria Draba Desv. 130.
Carex brizoides L. 294.
Carex digitata L. 132.
Carex ferruginea Scop. 294.

Carex montana L. 294.
Carex nigra L. 298.
Carex pilosa Scop. 295.
Carex sempervirens Vill. 293, 298.
Carex verna Vill. 294.
Carica Papaia L. 147.
Carlina acaulis L. 293.
Carpinus Betulus L. 69, 147, 153, 166, 227.
Carum Carvi L. 294.
Cassiope tetragona D. Don. 117.
Catharinea undulata W. et M. 162.
Cedrela odorata L. 161.
Cedrela serratula Miq. 161.
Celtis australis L. 78.
Centaurea jacea L. 293.
Centaurea Scabiosa L. 293.
Cerastium triviale L. 294.
Cerastium vulgatum L. f. glandulosum Bönn. 164, 282.
Cespedesia Bonplandii Gandot. 145.
Cetraria cucculata Bellard 121.
Cetraria glauca L. 211.
Cetraria islandica L. 211.
Cetraria nivalis L. 211.
Cetraria pinastri Ach. 121.
Chaerophyllum hirsutum L. 165.
Chelidonium majus L. 130.
Chlorangium Jussuffii Müll. 122.
Cirsium acaule All. 293.
Cirsium oleraceum Scop. 294.
Cladonia alcicornis Flk. 121.
Cladonia endiviaefolia Dicks. 121.
Cladonia miniata Meyer 122.
Cladonia rangiferina L. 121.
Cladonia uncialis Fr. 121.
Cochlearia fenestrata R. Br. 116.
Cocos nucifera L. 157.
Coelogyne Lowei Pont. 136.
Coelogyne macrophylla Pont. 136.
Coelogyne Rochussenii T. et B. 136.
Colchicum autumnale L. 132, 174, 176, 179, 294.
Colutea arborescens L. 211.
Convallaria multiflora L. 130, 179.
Convolvulus arvensis L. 92.
Convolvulus lanatus Vahl. 113.
Cordyline Rumphii Rumph. 158.
Cornicularia aculeata Ach. 123.
Cornicularia tristis Web. 123.
Cornus mas L. 212, 227.
Cornus sanguinea L. 97, 147, 151, 166, 212.
Corydalis cava Schw. et K. 128, 189, 210, 295.
Corylus avellana L. 154, 173.
Crataegus oxyacantha L. 151, 173.
Crepis aurea Cass. 293, 299.
Crepis biennis L. 293.
Crepis blattarioides Vill. 294.
Crocus vernus L. 294.
Cynanchum vincetoxicum R. Br. 130, 179.
Cynometra ramiflora L. 158.
Cynosurus cristatus L. 293.
Cyphelium chrysocephalum Turn. 121.
Cytisus Laburnum L. 91.

Dactylis glomerata L. 125, 127, 291, 295, 296, 297.
Daemia cordata R. Br. 113.
Danthonia decumbens DC. 294.
Daucus carota L. 293.
Dendrobium elegantissimum Lindl. 136.
Dentaria bulbifera L. 132.
Dentaria enneaphylla L. 132.
Deschampsia caespitosa P. B. 294.
Digitalis purpurea L. 175.
Donia squarrosa Pursh 194.
Drymoglossum nummularifolium Mett. 137.
Dysodia chrysanthemoides Lag. 133.

Elaeis guineensis Jacq. 157.
Endocarpum miniatum Ach. 119, 121, 182.
Eria ornata Lindl. 136.
Erica carnea L. 295.
Erica vulgaris L. 164, 295.
Erigeron uniflorum L. 299.
Eupatorium adenophorum Spreng. 98, 207.
Euphorbia cyparissias L. 130, 294.
Euphrasia officinalis Auct. 293.
Evernia furfuracea Fr. 123.
Evernia prunastri Ach. 123.
Evernia vulpina L. 123.
Evia acida DC. 135.
Evonymus europaeus L. 69, 151, 166, 211.
Evonymus verrucosus Scop. 69, 166, 211, 226.

Fagonia cahirica Boiss. 113.
Fagus silvatica L. 80, 147, 153, 166, 173, 209, 216, 227, 249. 287.
Farsetia aegyptiaca Turr. 113.
Festuca ovina L. 298.
Festuca ovina L. duriuscula K. 293.
Festuca pratensis Huds. 291, 292, 293.
Festuca pumila Chaix. 298.
Festuca Scheuchzeri Gaud. 298.
Festuca rubra L. 294, 297, 298.
Festuca valesiaca Schlecht. 293.
Ficaria verna Huds. 295.
Ficus benghalensis L. 125.
Ficus Benjamina L. 138.
Ficus elastica Rosb. 125.
Forskalia tenacissima L. 113.
Fragaria vesca L. 295.
Fraxinus excelsior L. 147, 151, 154, 216.
Fraxinus Ornus L. 302.

Galanthus nivalis L. 92, 294.
Galium aparine Aitch. 170, 262.
Galium Mollugo L. 295, 297.
Gasparrinia elegans Tornab. 121.
Gasparrinia murorum Tornab. 121.
Gentiana verna L. 293.

Geophila reniforme Don. 135.
Geranium palustre L. 132, 165.
Geranium phaeum L. 132, 165.
Geranium pratense L. 132, 165, 169, 178, 182, 255.
Geranium Robertianum L. 132, 165, 262.
Geranium silvaticum L. 294.
Glechoma hederacea L. 295.
Gleditschia triacanthos L. 147.
Graphis scripta L. 121.
Grindelia squarrosa Dunal. 194.
Gymnocladus canadensis Lam. 287.
Gyrophora anthracina Ach. 121.
Gyrophora arctica Ach. 121.
Gyrophora cylindrica Ach. 121.
Gyrophora hyperborea L. 121.
Gyrophora polyphylla Ach. 121.

Haematomma ventosum Mass. 122.
Halianthus peploides Fries 117, 118.
Hedera helix L. 138, 179.
Hedysarum obscurum L. 299.
Helianthemum vulgare DC. 180, 293.
Heliotropium luteum Poir. 113.
Helminthostachys zeylanica Presl. 138.
Hepatica triloba Chaix. 129, 179, 252, 307.
Heppia virescens Nyl. 122.
Heracleum sphondylium L. 165, 295.
Holcus lanatus L. 293, 297.
Homogyne alpina Cass. 294, 299.
Hordeum jubatum L. 127, 191, 193, 201.
Hordeum murinum L. 125, 194.

Icmadophila aeruginosa Trev. 121.
Impatiens Balsamina L. 89, 131, 308.
Impatiens parviflora DC. 177.
Ipomaea purpurea Lam. 84, 131, 308.
Iva xanthifolia Hutt. 194.

Jasminum nudicaule Lindl. 231, 234.
Juniperus nana Willd. 133, 156.
Juniperus virginiana L. 156.

Koeleria cristata Pers. 291.
Kuhnistera purpurea (Vent.) Mc. M. 100.

Lamium maculatum L. 130, 295.
Lamium purpureum L. 130, 262.
Larix decidua Mill. 147, 154, 173, 197, 210, 228.
Lathyrus vernus Brh. 294.
Laurus nobilis L. 98.
Lecanora atra Huds. 122.
Lecanora pallida Schreb. 121.
Lecanora subfusca L. 121.
Lecidella enteroleuca Ach. 121.
Leontodon hispidus L. 294, 299.
Lepidium sativum L. 169, 176, 178, 182, 217, 235, 255, 260.
Lepidium virginicum L. 135, 193.
Leucanthemum vulgare DC. 293.
Leucas linifolia Spreng. 138.
Leucojum vernum L. 294.
Ligustrum vulgare L. 147, 211, 227, 263, 268.
Lilium martagon L. 294.
Liriodendron tulipifera L. 153, 216.
Listera cordata R. Br. 92.
Listera ovata R. Br. 92.
Lithospermum arvense L. 130.
Lolium italicum A. Br. 293.
Lolium perenne L. 292, 295, 296.
Lolium temulentum L. 296,
Lonicera tatarica L. 232.
Lonicera xylosteum L. 232, 234.
Lotus corniculatus L. 293.
Lupinus parvifolius Nutt. 133.
Luzula campestris DC. 294.
Lychnis flos cuculi L. 294.
Lycium barbarum L. 77.
Lysimachia Nummularia L. 294.

Malva vulgaris Fr. 177.
Manzonia Cantiana (Garovgl.) 122.
Matricaria discoidea DC. 132.
Medicago lupulina L. 293.
Medicago sativa L. 170, 293.
Melampyrum silvaticum L. 294.
Melandrium diurnum Crep. 295.
Mercurialis perennis L. 132, 295.
Meum Mutellina Grtn. 293.
Mimulus Tilingi Regel 177.
Moehringia trinervia Clairv. 170.
Molinia coerulea Mch. 294.
Monotropa hypopitys L. 214.
Mulgedium alpinum Cass. 294.
Myosotis silvatica Hoffm. 294.
Myristica moschata Thunb. 126.

Narcissus poeticus L. 294.
Nardus stricta L. 294, 298.
Negundo fraxinellifolium Nutt. 208.

Oncidium ampliatum Reich. fil. 136.
Onobrychis sativa Lam. 294.
Opeographa atra Pers. 121.
Opeographa varia Pers. 121.
Oplismenus Burmannii P. Beauv. 126.
Ornithogalum umbellatum L. 128, 294.
Orobus vernus L. 130.
Orthocarpus luteus Nutt. 133.
Orthopogon Burmannii R. Br. 126, 135.
Orthopogon Wiesneri Schiff. 126.
Oxalis acetosella L. 2, 165.
Oxalis corniculata L. 125.

Paeonia officinalis Retz. 99.
Pandanus furcatus Roxb. 128.
Pandanus Lais Kurz 158.
Panicum variegatum Hort. 78.
Parietaria erecta M. et K. 130.
Parmelia aspidota Ach. 121.

Parmelia caperata L. 120, 121.
Parmelia conspersa Ach. 121.
Parmelia encausta Sm. 121.
Parmelia Fahlunensis Ach. 121.
Parmelia farinacea Ach. 123.
Parmelia fulgens DC. 121.
Parmelia Hottentotta Ach. 122.
Parmelia obscurata (Ach.) 123.
Parmelia olivacea Ach. 121.
Parmelia physodes Ach. 123.
Parmelia prolixa Ach. 121.
Parmelia saxatilis L. 121, 182.
Parmelia stygia Ach. 121.
Parmelia tubulosa (Schaer.) 123.
Parmelia vittata Ach. 123.
Paspalum platycaule Poir. 126.
Pastinaca sativa L. 163, 294.
Pavia rubra Lam. 147, 231.
Pertusaria amara Ach. 123, 182.
Pertusaria communis DC. 123.
Petalostemon violaceum Michx. 100.
Petasites officinalis Mch. 294.
Phacelia leukophylla Torr. 133.
Phalaris arundinacea L. 293.
Phalaris canariensis L. 261.
Phaseolus multiflorus Lam. 261, 291.
Philadelphus coronarius L. 147, 208.
Phleum alpinum L. 293.
Phleum Michelii All. 293.
Phleum pratense L. 293.
Phoenix dactylifera L. 147.
Phragmites communis Trin. 114.
Physcia ciliata L. 121, 123.
Physcia parietina L. 119, 120.
Physcia tenella Scop. 119.
Phyteuma orbiculare L. 294.
Picea excelsa Link. 147, 223, 225.
Picea pungens Engelm. 108, 223, 250.
Picris hieracioides L. 294.
Pimpinella magna L. 165, 294.
Pinus austriaca Hoess, 250.
Pinus flexilis James 108, 199, 212.
Pinus Laricio Poir. 103, 147, 153, 223, 225, 234, 250, 286.
Pinus montana Mill. 225.
Pinus Murrayana Oreg. Com. 109, 196, 201, 212.
Pinus silvestris L. 108, 223.
Pisonia alba Span. 230.
Pithecolobium Saman Benth. 161.
Placodium crassum Th. Fr. 121.
Placodium gypsaceum Kbr. 121.
Placodium Lagascae (Fr.) 122.
Plagiochila asplenioides N. et M. 162.
Plantago alpina L. 294.
Plantago lanceolata L. 93, 294.
Plantago major L. 93.
Plantago media L. 93, 294, 296.
Platanthera bifolia Rich. 92.
Platanus occidentalis L. 179.
Plumiera acutifolia Poir. 147.
Poa alpina L. 295, 298.
Poa annua L. 124, 125, 188.
Poa nemoralis L. 294.
Poa pratensis L. 294, 297, 298.
Poa trivialis L. 294, 296, 298.
Polygala amarella Rchb. 294.
Polygonum bistorta L. 294.
Polygonum sachalinense F. Schmidt 217.
Polytrichum commune L. 162.
Populus accuminata Rybd. 133.
Populus alba L. 147, 153, 212, 216, 230, 269, 287.
Populus carolinensis Moluch. 212.
Populus deltoides Marsh. 133.
Populus monilifera Ait. 87, 154, 216.
Populus nigra L. 153, 216, 287.
Populus pyramidalis Roz. 150, 156, 286.
Populus tremuloides Michx. 157, 199, 212.
Potentilla aurea L. 294.
Potentilla Tormentilla Schrk. 294.
Poterium Sanguisorba L. 293.
Prenanthes purpurea L. 132, 179.
Primula elatior Jacq. 294.
Primula officinalis Scop. 294.
Prunella vulgaris L. 294.
Prunus domestica L. 268.
Prunus padus L. 173.
Prunus spinosa L. 154, 173, 214.
Psora decipiens Ehrh. 122.
Psora lucida Sw. 119, 122, 182.
Pteris aquilina L. 164, 294.
Pyrenula nitida Ach. 121.

Quercus Cerris L. 69.
Quercus pedunculata Erh. 147, 153, 216.

Ramalina decipiens Mntg. 122.
Ranunculus acris L. 294, 297.
Ranunculus bulbosus L. 294, 298.
Ranunculus montanus Willd. 298.
Ranunculus nemorosus DC. 298.
Ranunculus repens L. 295.
Ravenala madagascariensis Sonner. 96.
Reaumuria hirtella Jaub. 113.
Reseda decursiva Forsk. 113.
Reseda odorata L. 84, 131.
Rhizocarpon geographicum Körb. 122.
Robinia pseudoacacia L. 143, 147, 287.
Rumex acetosa L. 295.
Rumex arifolium Al. 294.
Ruscus aculeatus L. 233.

Salisburya adianthifolia Sm. 147, 154.
Salix incana Schrank. 149.
Salix polaris Wahlenb. 115, 116.
Salvia pratentis L. 130, 293.
Sambucus nigra L. 69, 166, 227, 234.
Sanguisorba dodecandra Moretti 292.
Sanicula europaea L. 132.
Scandix pecten Scop. 170.
Schinus terebinthifolius Radd. 162.
Schistidium apocarpum Sm. 162.
Scilla bifolia L. 190, 211.
Sedum acre L. 84, 131, 179, 182.

Sedum album L. 256.
Senecio elegans Ait. 78.
Senecio vulgaris L. 71, 132.
Sesleria coerulea Ard. 293, 298.
Silene inflata Sm. 293.
Sisymbrium alliaria Scop. 130.
Sorbus aucuparia L. 148, 152, 156, 261.
Spathoglossum plicata Bl. 136.
Sphaeralcea acerifolia Nutt. 133.
Sphagnum acutifolium Ehrh. 162.
Stellaria nemorum L. 295.
Stenotaphrum americanum Schrk. 125.
Stereocaulon condensatum Hoffm. 125.
Stereocaulon corraloides Fr. 121.
Sticta pulmonaria Schaer. 121, 272.
Symphoricarpus racemosa Mx. 231.
Syringa persica L. 73, 208.
Syringa vulgaris L. 147, 208, 229.

Taeniophyllum Zollingeri Rchb. fil. 76, 179, 182.
Tamarix gallica L. 147.
Taraxacum officinale Wigg. 74, 116, 128, 184, 188, 294, 296.
Taxus baccata L. 147, 233, 250.
Thalloedema candidum Web. 122.
Thelasis carinata Bl. 136.
Thelasis elongata Bl. 136.
Thuidium tamariscinum Br. et Sch. 162.
Thuja occidentalis L. 76. 153.
Thymus serpyllum L. 131, 293.
Tilia grandifolia Ehrh. 151.
Tormentilla erecta L. 164, 294.
Tornabenia chrysophthalma Mass. 123.
Tortula muralis (L.) 162.
Tragopogon orientale L. 293.
Trichodesma africanum R. Br. 113.
Trifolium alpinum L. 293.
Trifolium badium Schreb. 293.
Trifolium hybridum L. 293.
Trifolium medium L. 293.
Trifolium montanum L. 293.
Trifolium pratense L, 293, 297.
Trifolium repens L. 294, 297.
Trigonella stellata Forsk. 113.
Trisetum flavescens B. 293, 297.
Trollius europaeus L. 295, 297, 298.
Tropaeolum majus L. 84, 131, 308.
Tussilago Farfara L. 269.

Ulmus campestris L. 147, 151, 166, 173.
Umbilicaria pustulata Hoffm. 121.
Urceola scruposa Ach. 122.
Urostygma benjaminum Miq. 158.
Urostygma elasticum Miq. 158, 161.
Usnea barbata Fr. 123.

Vaccinium myrtillus L. 164, 295.
Vaccinium uliginosum L. 294.
Vaccinium Vitis idaea L. 294.
Vanda tricolor Lindl. 136.
Veratrum album L. 295.
Verrucaria calciseda DC. 119, 122.
Verrucaria Hoffmannii Hepp. 122.
Verrucaria maura Wahlb. 122.
Verrucaria rupestris Schrad. 122.
Viburnum Lantana L. 73, 147, 173, 212.
Vicia faba L. 291.
Vicia sativa L. 171.
Vicia sepium L. 293.
Vinca minor L. 229.
Viola biflora L. 295.
Viola odorata L. 294.
Viola silvatica L. 132, 295.
Viscum album L. 98.
Vitis cordifolia Lam. 139, 302.
Vitis vinifera L. 302.

Xanthophyllum vitellinum Bl. 158.
Xanthoria parietina Fr. 121.

Zilla myaroides Forsk. 113.
Zollikoferia nudicaule Boiss. 113.
Zygophyllum album L. 113.
Zygophyllum simplex L. 113.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Die Pflanzengesellschaften der Schweizeralpen

I. Teil:

Die Flora des Puschlav

(Bezirk Bernina, Kanton Graubünden)

und ihre Pflanzengesellschaften

von

Dr. **H. Brockmann-Jerosch,** Zürich

Mit 5 Vegetationsbildern und einer Karte. gr. 8. *M* 16.—.

Diese monographischen Bearbeitungen eines nur kleinen Tales ermöglichen es, in das Studium der Pflanzengesellschaften bei weitem genauer einzutreten, als bei solchen größerer Länderstrecken. Nach einem orographisch-geologischen Überblicke und einer kurzen Klimatologie des Tales folgt ein Standortskatalog, die Grundlage der Arbeit. Unsere Monographie gibt von neuem den Beweis der merkwürdigen und auffallenden Tatsache, daß sehr abgelegene Hochgebirgstäler im Innern der Alpenketten, die gegenüber einer Einwanderung von den äußern Gebirgsketten sehr ungünstig liegen, zu den an seltensten Alpenpflanzen reichsten der Schweizer Alpen gehören, und daß diese Arten, die den Reichtum der genannten Gebiete bedingen, zum Teil an gewissen Orten relativ scharf umgrenzte Gebiete bewohnen, also heutzutage noch gut erkennbare Grenzen aufweisen. Daß der Verfasser in einem Anhang die von der Puschlaver Bevölkerung gebrauchten Pflanzennamen gleichsam vorm Verschwinden gerettet hat, wollen wir ihm hoch anrechnen; ihre Ziffer erreicht 124. Jedenfalls haben wir es mit einem Buche zu tun, das die Pflanzengesellschaften der Schweizer Alpen in würdiger Weise eröffnet. (*Literarisches Zentralblatt 1907. Nr. 26.*)

Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe

Anatomisch-physiologische Untersuchungen in den Tropen

von

Dr. **Carl Holtermann,** Professor in Berlin

Mit 1 Textfigur, 6 Vegetationsbildern und 16 lithographierten Tafeln

Lex. 8. *M* 12.—.

Diese anatomisch-physiologischen Untersuchungen in den Tropen, dem Meister S. Schwendener zum goldenen Doktorjubiläum von seinem dankbaren Schüler gewidmet, sind ein weiterer Beitrag zu des Berliner Gelehrten anatomisch-physiologischer Betrachtungsweise und wert, in den Grundzügen auch über den Kreis der Botaniker hinaus bekannt zu werden. Die Arbeit basiert hauptsächlich auf ceylonischen Verhältnissen..... (Leopoldina. Bd. 43.)

Physikalische Chemie

der Zelle und der Gewebe

von

Dr. **Rudolf Höber**

Privatdozent der Physiologie an der Universität Zürich

Zweite, neubearbeitete Auflage

Mit 38 Abbildungen im Text. 8. Gebunden *M* 14.—

Schriften von G. Haberlandt

Die Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen

Mit 9 lithographierten Tafeln

gr. 4. ℳ 10.—

Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze

Eine anatomisch-physiologische Untersuchung

Mit 3 lithographierten Tafeln

gr. 8. ℳ 4.—

Eine botanische Tropenreise

Indo-Malayische Vegetationsbilder und Reiseskizzen

Mit 51 Abbildungen

gr. 8. ℳ 8.—; in Leinen gebunden ℳ 9.25

Sinnesorgane im Pflanzenreich

zur Perzeption mechanischer Reize

Zweite, vermehrte Auflage

Mit 9 lithographierten Doppeltafeln und 2 Figuren im Text

gr. 8. ℳ 11.—

Physiologische Pflanzenanatomie

Dritte, neubearbeitete und vermehrte Auflage

Mit 264 Abbildungen im Text

gr. 8. ℳ 18.—; in Halbfranz geb. ℳ 21.—

Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter

Mit 8 Textfiguren, 3 lithographierten und 1 Lichtdrucktafel

gr. 8. ℳ 6.—

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Wiesner, Julius/Der Lichtgenuss der Pfla
3 5185 00034 7763